

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

# Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre

---

Eduard Strasburger

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib ([www.BioLib.de](http://www.BioLib.de)).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie ([ViFaBio](http://ViFaBio)) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

# Index der Kapitel

<b>A</b>		
Ausbau der Oberhaut. Inhalt ihrer Zellen ....	110	
<b>B</b>		
Bau der Wurzel.....	146	
Bau des Blattes.....	142	
Bau des Kiefernholzes.....	160	
Bau des Lindenstammes .....	164	
Bau und Funktion der Spaltöffnungen .....	116	
Bau und Reaktion der Stärkekörner .....	40	
Bau unterirdischer Sprosse .....	148	
Bedeutung der Raphiden. Zucker. Inulin. Organische Säuren.....	46	
Befruchtung von Spirogyra. Bau der Cladophora	86	
Begriff der Zelle.....	10	
Beltsche Körper. Wasseraufnahme.....	128	
Blatt und Wurzelanlage .....	96	
<b>C</b>		
Caulerpa. Infusorien.....	90	
Chemische Natur des Protoplasmas .....	24	
Chloro-, Chromo-, Leukoplasten. Vermehrung der Chromatophoren. Stärke .....	38	
Chlorophyll .....	32	
Chromatin und Erbsubstanz .....	80	
<b>D</b>		
Der Bau der Pflanzenzelle.....	18	
Der Kern als Vererbungsträger .....	74	
Der Protoplast niederer Kryptogamen.....	82	
Der Turgor der Zelle .....	20	
Dickenwachstum der Palmen und Drachenbäume	150	
Die Chromosomen während der Karyokinese ..	78	
Die Nahrung der Pflanzen und Tiere .....	14	
Drüsen.....	126	
<b>E</b>		
Eiweißabbau und Synthese. Kalkoxalat .....	44	
Embryonaler Zustand und Wachstum der Zelle	22	
Endodermis. Stärkescheide. Statolithen.....	140	
Entstehung von Geweben. Scheitel und Basis..	94	
Enzyme .....	52	
Exkrete der Oberhaut. Ozellen.....	112	
<b>F</b>		
Fette, Ätherische Öle, Harze, Kautschuck.....	50	
Fragmentation. Typische und allotypische Teilung	68	
Freie Kernteilung und Vielzellbildung .....	66	
Fühlborsten. Gefäßbündel.....	132	
Funktion der Farbstoffkörper .....	34	
<b>G</b>		
Gefäßbündelverlauf .....	138	
Generationswechsel. Gewebekonstruktion .....	92	
Generationswechsel. Parthenogenese .....	76	
Gerbstoffe, Glykoside. Alkaloide .....	48	
Geschlossene und offene Gefäßbündel.....	134	
Gewebe der Thallophyten und Moose .....	176	
Gewebesysteme .....	106	
Größe, Zahl und Umbildung von Spaltöffnungen	118	
<b>H</b>		
Hemizellulose. Chitin. Gasbewegung durch Membranen. Urzeugung.....	58	
Holz und Bast der Kiefer.....	162	
Holz, Bast. Markstrahlen.....	152	
Homöotypische Teilung. Befruchtung .....	72	
<b>I</b>		
Interzellularen. Tüpfel. Plasmodesmen.....	98	
<b>J</b>		
Jahresringe. Dickenwachstum der Wurzeln....	154	
<b>K</b>		
Karyokinese.....	62	
karyokinetische Probleme. Zellteilung.....	64	
Kern und Zellteilung von Spirogyra .....	84	
Kernteilung .....	60	
Kleber. Eiweißkristalloide .....	42	
Konzentrische Leitbündel. Grundgewebe ....	136	
Kork und Borke.....	170	
Kraftquellen der Pflanzenzelle.....	12	
<b>L</b>		
Latentes Leben des Protoplasten .....	30	
Lebensdauer der Pflanzenzellen. Kambium ...	158	
Leitungsbahnen. Zellfusion .....	102	
<b>M</b>		
Mehrschichtige Epidermis. Wurzelhülle. Spaltöffnungen .....	114	
Mikroskopische Technik. Struktur der Zytoplasmas	26	
Milchsaftbahnen. Meristeme.....	104	
<b>P</b>		
Papillen. Haarbildung .....	120	
Periderm.....	168	



Phykoerythrin und Phaeophyll. Herbstfärbung der Laubes .....	36
Phylogenie der Gewebebildung .....	174

## R

Reduktionsteilung .....	70
Reizleitung. Gewebedifferenzierung .....	100
Rindenporen. Überwallung .....	172

## S

Saugschuppen. Fühlpapillen .....	130
Schwärmsporen und Gameten .....	88
Spitzenwachstum und interkalares Wachstum. Epidermis .....	108
Splint- und Kernhölzer. Holzimprägnierung .....	156
Strömungserscheinungen im Zytoplasma .....	28

## T

Trichome und Emergenzen .....	122
-------------------------------	-----

## U

Unterschied von Tier und Pflanze .....	16
Unterschiede im Bau dikotyler Stämme .....	166
Ursprung der Kormophyten .....	178

## V

Verholzung, Kutinisierung, Verkorkung der Membran .....	56
---	----

## W

Wachstum und Aufbau der Zellmembranen ....	54
Woll-, Flug- und Köpfchenhaare .....	124

# ZELLEN- UND GEWEBELEHRE MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

UNTER REDAKTION VON †E. STRASBURGER UND O. HERTWIG  
BEARBEITET VON †E. STRASBURGER · W. BENECKE · R. HERTWIG  
H. POLL · O. HERTWIG · K. HEIDER · F. KEIBEL · E. GAUPP

## I: BOTANISCHER TEIL

UNTER REDAKTION VON †E. STRASBURGER BEARBEITET  
VON †E. STRASBURGER UND W. BENECKE

MIT 135 ABBILDUNGEN IM TEXT



DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1913

## VORWORT.

Als die Aufgabe an mich herantrat, das Programm für die Behandlung der Biologie in der „Kultur der Gegenwart“ zu entwerfen, ergab sich eine Schwierigkeit. Einerseits hat die notwendige Arbeitsteilung und Spezialisierung zu einer so weitgehenden Selbständigkeit der beiden Zweige der Biologie, der Botanik und Zoologie, geführt, daß eine einheitliche Darstellung des Tatsachenmaterials unmöglich erschien. Andererseits haben die beiden Schwesterwissenschaften gerade in neuester Zeit soviel übereinstimmende Resultate geliefert, daß es als eine dankbare Aufgabe begrüßt werden mußte, den Versuch zu unternehmen, dieses Gemeinsame zusammenfassend eine allgemeine Schilderung des Lebens zu geben.

Das Programm, welches den vier Bänden der „Kultur der Gegenwart“, in denen die gesamte organische Naturwissenschaft ihre Bearbeitung findet, zugrunde liegt, trachtet beiden Gesichtspunkten Rechnung zu tragen. Der erste Band, welcher seinem Abschluß nahe ist, wird nach einer Darstellung der Geschichte der modernen Biologie, nach der Besprechung ihrer Methoden und Arbeitsrichtungen in Kürze zu schildern versuchen, in welchen Erscheinungen das Leben sich überhaupt äußert und was wir über das Leben im allgemeinen wissen; er wird in diesem Sinne einen kurzen Abriß der allgemeinen Biologie bringen. In den drei übrigen Bänden wird die getrennte Behandlung der Pflanze und des Tieres mit ihren Lebenserscheinungen stärker hervortreten. Dies gilt namentlich von dem nunmehr vorliegenden II. Bande, dessen Aufgabe die Besprechung der Zellen- und Gewebelehre, der Morphologie und Entwicklungslehre ist, so daß hier auch eine äußerliche Trennung des Bandes in zwei Teilbände vorgenommen wurde. Schon die verschiedene botanische und zoologische Terminologie ließ eine solche Zweiteilung wünschenswert erscheinen, dazu kam noch der Umstand, daß gerade in der morphologischen Gestaltung sich der Unterschied des tierischen Lebens vom pflanzlichen Leben ausprägt.

An die morphologischen Darlegungen des II. Bandes wird sich die Behandlung der Physiologie und Ökologie im III., die Besprechung der Ergebnisse der Abstammungslehre, der Systematik, Biogeographie und Paläontologie im IV. Bande anschließen. Insofern, als der II. Band das morphologische Tatsachenmaterial darstellt, welches der Inhalt der übrigen Bände verwertet, erscheint es motiviert, wenn im Erscheinen dieser Band den übrigen vorauseilt.

In die Redaktion des II. Bandes haben sich die Herren E. Strasburger in Bonn und O. Hertwig in Berlin geteilt. E. Strasburger übernahm den botanischen Teil, für den er auch die Abfassung des Artikels über die „Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre“ selbst besorgte. Das Schicksal gönnte ihm nicht, das Erscheinen des Bandes zu erleben. Zwei Tage nach der Einsendung des Manuskriptes des von ihm übernommenen Abschnittes ereilte ihn der Tod. So stellt der erwähnte Abschnitt die letzte Arbeit dieses hervorragenden Meisters der Botanik dar. Ein merkwürdiger Zufall fügte es, daß gerade diese letzte Arbeit ihm Gelegenheit bot, seine Gesamtauffassung über die pflanzliche Gestaltung zusammenhängend darzustellen, und es wird auch für den Fachmann von besonderem Reize sein, zu sehen, wie eine ungeheure Summe von Einzeleindrücken sich in dem Geiste eines Mannes wie Strasburger zu einem Gesamtbilde vereinigte.

Nach dem Hinscheiden Strasburgers übernahm der Gefertigte die Fortführung der Redaktion des botanischen Teiles.

Es obliegt ihm die angenehme Aufgabe, allen jenen zu danken, welche ihn bei dieser Aufgabe unterstützten, den Herren Prof. Dr. W. Benecke und Dr. Clemens Müller, Bonn, welche die Korrekturen des Strasburger'schen Artikels übernahmen, und Herrn Privatdozenten Dr. E. Janchen, der die Ausarbeitung des Namen- und Sachregisters besorgte.

Die größten Verdienste um das Zustandekommen der ganzen, die organischen Naturwissenschaften behandelnden Abteilung erwarben sich die wissenschaftlichen Mitarbeiter des Verlages, die Herren Dr. C. Thesing und Dr. A. Günthart. Es ist mir ein Bedürfnis, ihrer sachlichen und unermüdlichen Hilfe in dem Momente zu gedenken, in welchem der erste Band dieser Abteilung der Öffentlichkeit übergeben wird.

Wien, im Februar 1913.

R. v. WETTSTEIN.



## INHALTSVERZEICHNIS.

PFLANZLICHE ZELLEN- UND GEWEBELEHRE . . . . .	Seite 1—174
VON E. STRASBURGER.	
MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNG DER PFLANZEN	175—327
VON W. BENECKE.	
REGISTER . . . . .	328—338
VON E. JANCHEN.	

# PFLANZLICHE ZELLEN- UND GEWEBELEHRE.

VON

EDUARD STRASBURGER.

Den grünen Anflug, der eine feuchte Baumrinde deckt, die grünen Fäden, die im Wasser eines Teiches fluten, die Kräuter einer Wiese, die Bäume eines Waldes erkennt auch der Laie als Pflanzen an. Ist er sich dessen bewußt, was ihn bewogen hat, diese untereinander so verschiedenen Wesen in derselben Bezeichnung zu vereinigen? Möglicherweise war es in allen diesen Fällen die grüne Farbe, die seine Schlußfolgerung beeinflusste. Auch mag er mit dem Begriff eines Tieres die Vorstellung freier Ortsveränderung verbinden, die er hier vermißt. Aus dem gleichen Grunde sind ihm auch die Pilze Pflanzen, ungeachtet das Grün auf sie nicht paßt. Dafür vermißt er auch bei ihnen Öffnungen zur Aufnahme fester Nahrung, die ihm für das Tier bezeichnend erscheinen.

Die Grenzen  
des  
Pflanzenreichs.

Alle üblichen Vorstellungen von Tier und Pflanze werden aber bei dem Uneingeweihten versagen, wenn er im Schatten eines Waldes, zwischen totem Laub oder auf modernem Holz, ein schleimiges Netzwerk, oft von auffälliger Färbung, erblickt, das, wenn auch nur träge, seine Gestalt verändert und auf der Unterlage fort kriecht, also unter allen Umständen ein lebendes Wesen sein muß. Ein Sachkundiger könnte hier zu Hilfe kommen und die Aufklärung geben, daß dieser zähflüssiger Körper einen bestimmten Entwicklungszustand der Schleimpilze oder Myxomyceten darstelle. Seine Fähigkeit, von Ort zu Ort zu wandern, habe freilich auch manchen Forschern so imponiert, daß sie es vorzogen, diese Organismen nicht weiter als Schleimpilze, sondern als Schleimtiere oder Mycetozoen zu bezeichnen. Heute reiht man sie, ihren sonstigen Beziehungen nach, ganz allgemein dem Pflanzenreich an.

An den Grenzen der beiden organischen Reiche verwischen sich eben die Unterschiede; dort liegen die gemeinsamen Ausgangspunkte des Lebens. Erst nach und nach, im Laufe der fortschreitenden Entwicklung, welche die lebenden Wesen durchgemacht haben, um von der einfacheren zur zusammengesetzteren Organisation zu gelangen, und die seit Ernst Haeckel ihre Phylogenie heißt, markierten sich immer stärker die Unterschiede und prägten sich jene Merkmale aus, die man als tierische oder pflanzliche aufzufassen pflegt.

Ob wir aber den grünen Anflug einer feuchten Rinde, die grünen Fäden eines Tümpels, oder zarte Schnitte durch höher organisierte Pflanzen bei hinreichend starker Vergrößerung untersuchen, stets treten uns bestimmte Einheiten in ihrem Aufbau entgegen, die wir als Zellen bezeichnen.

Der zellige Bau.

Dieser Name: Zelle, Cellula, reicht auf das Jahr 1667 zurück, auf die erste Betrachtung von Pflanzenteilen mit solchen Vergrößerungsgläsern, die eine,

wenn auch noch so unvollkommene Unterscheidung innerer Strukturen in ihnen zuließen. Was der englische Mikrograph Robert Hooke\*, der Schöpfer dieses Namens, damals in seinen Objekten zu sehen bekam, waren Hohlräume, die er mit den Zellen der Bienenwaben verglich und daher wie jene als Zellen bezeichnete. Wir wissen heute, daß es nur die Wände von Zellen waren, die er sah. Und es dauerte bis in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts hinein, bevor erkannt wurde, daß die Substanz, an welche die Lebensvorgänge gebunden sind, in solchen Hohlräumen bei den Pflanzen erst eingeschlossen ist. Diese Substanz entspricht ihrer Natur nach jener zähflüssigen Masse, mit der wir zuvor bei den Schleimpilzen bekannt wurden. Sie trat uns dort als selbständiges Wesen entgegen; in jeder höher organisierten Pflanze füllt sie jene Hohlräume aus, die Robert Hooke Zellen nannte und ist dementsprechend in ebenso viele Elementargebilde zerlegt. Sie macht in Wirklichkeit das Wesen der organischen Zelle aus, sie ist es, mit der wir heute diesen Begriff verbinden.

Das Proto-  
plasma.

Diese Substanz hat durch Hugo von Mohl\*, zuerst bei Pflanzen, den Namen Protoplasma erhalten, welcher Name dann auf das ganze organische Reich ausgedehnt wurde, um überall die Trägerin des Lebens zu bezeichnen. Der protoplasmatische Leib jeder Zelle heißt in Verbindung damit Protoplast.

Die Phylogenie  
der beiden orga-  
nischen Reiche.

Die nackte Protoplasamasse, die uns bei den Schleimpilzen entgegentrat, stellt ein Plasmodium dar. Es ist eine „Amöbe“, wie solche an den Grenzen der beiden organischen Reiche verbreitet sind. Bei den Schleimpilzen geht aus dieser Amöbe, wenn sie einen bestimmten Entwicklungszustand erreicht hat, ein Fruchtkörper hervor, der oft sehr zierlich gestaltet ist und je nach der

Bewegung.

Spezies, die er vertritt, verschiedenen Bau zeigt. Das Plasmodium verändert, wie andre Amöben, fortdauernd seine Gestalt. Hier wölbt es die Masse seines Körpers vor, hier zieht es sie ein, und so führt es auch seine kriechenden Bewegungen auf der Unterlage aus. Solche Formänderung des Körpers und solche Bewegungsart ist aber auf die untersten Abteilungen des organischen Reiches beschränkt. Weiterhin wird der Körper, auch der noch einzelligen, nur einen einzigen Protoplasten darstellenden Wesen, starrer und, um von der Stelle zu kommen, bilden diese an ihrer Oberfläche feine protoplasmatische Fortsätze aus, die als Geißeln oder Zilien das umgebende Wasser schlagen. Diese Bewegungsart hat sich für die als Schwärmsporen bekannten, ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen der Algen und bestimmter Pilze im Pflanzenreich noch längere Zeit erhalten, zudem blieb sie bei Tieren und bis in die höher organisierten Abteilungen der Pflanzen hinein, das Lokomotionsmittel der männlichen Geschlechtsprodukte, der Spermatozoen, während die weiblichen Geschlechtsprodukte, die Eier, in beiden Reichen frühzeitig unbeweglich wurden. Diese durch Geißeln vermittelte Bewegung kann nur in einem flüssigen Medium erfolgen, während andererseits zum Kriechen stets eine feste Unterlage erforderlich ist.

Umhüllung der  
Protoplasten mit  
einer Membran.

Im weiteren Verlauf der phylogenetischen Ausgestaltung umhüllten sich die einzelligen, nackten Protoplasten in einzelnen Entwicklungsreihen mit einer von der Substanz ihres Körpers chemisch verschiedenen, starren Membran,



und das war der Weg, der zur Ausbildung des Pflanzenreichs führte. Zunächst versuchten es auch noch die so umhüllten Protoplasten, sich die freie Beweglichkeit im umgebenden Wasser zu wahren, indem sie Geißeln durch feine Öffnungen ihrer Haut nach außen vorstreckten. Manche Vertreter der als Pflanzen geltenden Diatomeen sparten zu gleichem Zweck enge Spalten in ihrer verkieselten Zellhaut aus, durch welche ihr Protoplast als schmaler Saum die Oberfläche erreichen konnte. Doch blieben solche Bewegungseinrichtungen beschränkt auf die einzelligen Wesen, fanden allenfalls noch Anwendung auf Kolonien nackter, von einer gemeinschaftlicher Membran umgebener Zellen, aus der diese ihre Geißeln hervorstrecken. Das kann man sehen bei dem einst so bewundernten „Kugeltierchen“\*, *Volvox globator*, das grün gefärbt ist und tatsächlich zu den Algen gehört und einst für ein Tier nur deshalb gehalten wurde, weil es sich frei im Wasser umhertummelt. Es stellt eine dem bloßen Auge eben noch sichtbare, sandkorngroße Kugel dar, an deren Wandung sich eine Schicht grüner Protoplasten befindet, die je zwei Geißeln nach außen entsenden. Im Innern ist diese Kugel mit Wasser erfüllt. Wunderbar erschien sie einst den Forschern, weil sie ihnen oft das Schauspiel ineinandergeschachtelter Generationen darbot. Dieses Wesen pflanzt sich nämlich auf ungeschlechtlichem Wege dadurch fort, daß einzelne seiner Protoplasten in Teilung eintreten und neuen Kugeln den Ursprung geben, die sich von der Außenwandung loslösen, um ihre drehenden Bewegungen im Hohlraum der Mutter auszuführen. In ihnen kann sich der Vorgang wiederholen, so daß man dann drei Generationen dieses Wesens vereinigt sieht. Die Töchter und Enkelinnen werden erst frei, wenn die Wand ihrer Erzeugerinnen Risse erhält. — Mehrzellige Organismen mit umhüllten Protoplasten können zunächst noch frei geblieben sein, um mit Hilfe von Krümmungen, die ihr Körper ausführt, sich kriechend fortzubewegen, oder sich auch nur noch passiv durch Wasserströmungen von einer Stelle zur andern befördern zu lassen. Das geschieht im allgemeinen aber so lange nur, wie sie aus völlig gleichwertigen Zellen bestehen. Ein derartiger Fall liegt bei solchen unserer Süßwasseralgen vor, deren Fäden miteinander verfilzt frei im Wasser schweben. — Alle pflanzlichen Wesen, die es soweit brachten, daß ein Unterschied von Scheitel und Basis bei ihnen besteht, sitzen an ihrer Basis fest, haben somit die ursprüngliche, freie Lebensweise, die einst allen Wesen eigen war, aufgegeben, um die spezifisch pflanzliche anzunehmen. So lange sie untergetaucht lebende Wasserpflanzen verblieben, befestigten sie sich nur mit Haftorganen an einer erreichbaren Unterlage; als sie zum Landleben übergingen, bildeten sie eine Wurzel aus, die in den Boden eindrang und ihre Lage dort fixierte. Doch was die Pflanzenwelt damit einbüßte, war nicht das Bewegungsvermögen an sich, vielmehr nur die Möglichkeit, den Aufenthaltsort zu wechseln. Im Innern der umhüllten Protoplasten dauert eine mehr oder weniger auffällige Bewegung fort, und auch der Pflanzenkörper als Ganzes führt Bewegungen aus, indem er wächst; er bewegt sich auch, wenn seine schon ausgewachsenen Teile sich krümmen, um eine bestimmte, ihnen zusagende Lage anzunehmen. Die Zellhäute, durch welche die freie

Festsitzende  
Lebensweise.



Ortsveränderung in der Pflanzenwelt aufgehoben wurde, ermöglichten es ihr andererseits durch mannigfache Krümmungen und Drehungen ihre Glieder in erwünschte Lagen zu bringen und auch etwaigen Hindernissen, auf die sie stießen, auszuweichen. Die Blätter der Robinie sieht man in unseren Gärten sich jeden Abend zum „Schlaf“ zusammenlegen und am folgenden Morgen wieder ausbreiten. Ja, selbst die Fähigkeit, auf mechanische Reizung mit einer Bewegung zu antworten, kommt den Pflanzen zu, denn ihre Ranken krümmen sich bei Kontakt, die Staubblätter mancher Blüten verändern Gestalt und Lage, wenn man sie berührt, und die Blätter der Mimosen senken sich dann abwärts am Sproß. Daß die Bewegungsfähigkeit der festsitzenden Pflanzen wenig auffiel, ja, daß sie in früheren Zeiten sogar in Abrede gestellt wurde und unter den Unterscheidungsmerkmalen von Tier und Pflanze figurierte, hing damit zusammen, daß sie für gewöhnlich zu langsam sich vollzieht, um direkt sichtbar zu sein. Rasche Bewegung als Folge mechanischer Reizung, die sich bei Tieren so allgemein einstellt, stellt bei Pflanzen nur eine seltene Ausnahme vor. — Dem Nachteil, der für das Fortpflanzungsgeschäft der Gewächse daraus erwächst, daß sie ihren Aufenthaltsort nicht zu verlassen vermögen, um ihresgleichen aufzusuchen, daß sie ihre Früchte und Samen nicht selber durch die Welt tragen können, wird durch die Art und Weise, wie sie Wind und Wasser für diese Zwecke ausnutzen und die unbewußte Hilfe, die ihnen die Tierwelt dabei bringt, sehr wirksam abgeholfen. Zudem sind die Landpflanzen ihrer größten Mehrzahl nach hermaphrodit, was eine Vereinigung ihrer Geschlechtsprodukte ermöglicht, wenn die äußere Vermittlung versagt.

**Ernährung.** Die an ihren Keimungsort gebannte Pflanze war nur existenzfähig, soweit sie sich in solcher Lage ernähren konnte. Diese Eigenschaft mußte sie zuvor schon erlangt haben. Sie gewann sie, indem ein Teil ihres Protoplasma sich in einen Apparat verwandelte, der es vermochte, aus anorganischen Stoffen, die ihm in Luft, Wasser und Erde zur Verfügung standen, organische Stoffe, wie Eiweißkörper und Kohlenhydrate, herzustellen. Die Kraft zu dieser Leistung entnahm sie der Energie des Sonnenlichtes, und sie speicherte diese Energie in den erzeugten, organischen Stoffen auf. Letztere dienen dann einerseits zum Aufbau ihres Körpers, andererseits wird bei der Atmung aus ihnen die aufgespeicherte Energie wieder in Freiheit gesetzt, um die Betriebskräfte des Lebens zu liefern.

Solche fortgeschrittene, an Arbeitsteilung im Protoplasten geknüpfte Fähigkeiten wurden aber erst im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erlangt. Sie konnten nicht schon jenen Wesen eigen sein, die am Ursprung des Lebens standen. Von dem Lebensbetrieb\* solcher Wesen wären wir kaum in der Lage, uns eine Vorstellung zu bilden, hätten nicht die Forschungen aus letzter Zeit uns gelehrt, daß es auch heute noch Organismen niederster Art gibt, die ihre Betriebsenergie nicht dem Sonnenlicht, sondern bestimmten, chemischen Kraftquellen der anorganischen Welt entnehmen. Das vermögen gewisse Bakterien, indem sie Ammoniak zu salpetriger Säure, oder salpetrige Säure zu Salpetersäure, oder Schwefelwasserstoff zu Schwefelsäure, oder Eisenoxydul zu

Eisenoxyd, oder Methan zu Kohlensäure und Wasser, oder Wasserstoff zu Wasser oxydieren. Sie „verbrennen“, um es allgemeinverständlich auszudrücken, diese Substanzen und verwerten die dabei freiwerdende Energie, um mit ihrer Hilfe ihren Lebensbetrieb zu unterhalten. Bei dem „Abbau“ aller der von Organismen erzeugten, chemische Energie speichernden Verbindungen, wird genau die gleiche Menge Energie frei, die zu ihrem „Aufbau“ verbraucht wurde. Ammoniak und salpetrige Säure, die bestimmten Bakterien als primäre Energiequellen dienen, entstehen, wenn auch nur in sehr geringer Menge, bei elektrischen Entladungen in der Atmosphäre, entstammen bei solchem Ursprung also ganz der unbelebten Natur. Diese ist aber zurzeit arm an solchen oxydierbaren Substanzen. Daher der Zuschuß an organischer Materie, den heute derartige Bakterien unserer Welt liefern, seiner Menge nach kaum mehr in Betracht kommt. Das wird zur Jugendzeit unserer Erde sich anders verhalten haben, als die Atmosphäre selbst reich an oxydierbaren Gasen gewesen sein muß. Unter solchen Bedingungen entwickelte sich aber das erste Leben auf unserem Erdball, und die entstehenden Wesen schöpften zunächst aus dieser reichen Kraftquelle. Erst als diese spärlicher zu fließen begann, kam die Ernährungsweise mit Verwertung der Sonnenenergie auf. Sie wurde zum Monopol jener Wesen, in welchen die grünen Assimilationsapparate zur Ausbildung gelangten. Diesen Wesen, mit bereits ausgeprägt pflanzlichem Charakter, fiel nun die Aufgabe zu, aus Stoffen, die ihnen die unbelebte Natur lieferte, und die an sich noch keinen Energievorrat darstellten, organische Stoffe mit aufgespeicherter Sonnenenergie zu bilden. Das war dann die Nahrung, aus der, so gut wie ausschließlich, die ganze lebende Welt ihren Lebensbetrieb zu decken begann. Denn das Tier vermag nicht wie die grüne Pflanze aus Kohlensäure und Wasser, mit Verwendung von Sonnenenergie, organische Substanz zu bilden. Das Tier wurde in seiner Existenz von jener der Pflanze ganz abhängig. Allein auch in der Pflanze selbst konnten Nährstoffe mit Energievorrat nur in den grünen, d. h. mit Chlorophyllapparat ausgestatteten, hinreichend starkem Lichte zugänglichen Protoplasten entstehen. Ihre übrigen Protoplasten blieben, ganz so wie die Tierwelt, auf die Arbeit der grünen angewiesen. — Übrigens geriet ihrerseits auch die grüne Pflanze in eine gewisse Abhängigkeit von solchen biochemischen Leistungen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu einem besonderen Attribut der Bakterientätigkeit wurden. Denn Bakterien sind es, welche die stickstoffhaltigen Substanzen, die als Stoffwechselprodukte der Tiere und als tote, tierische und pflanzliche Leiber in den Boden gelangen, dort in solche Verbindungen überführen, aus denen die grüne Pflanze heute der Hauptsache nach den zum Aufbau ihrer Lebenssubstanz nötigen Stickstoff schöpft, und bestimmte Bakterien sind es auch, welche den atmosphärischen Stickstoff zu binden und so der grünen Pflanze nutzbar zu machen vermögen. So hat sich im Laufe der Zeit das Ineinandergreifen der biochemischen Arbeit auf unserem Erdball ausgestaltet.

Verwertung des  
Sonnenlichtes.

Grüne Pflanzen  
und Bakterien.

Der Lichtbedarf der Pflanze beherrschte in den Hauptzügen die Art ihrer Gestaltung. Immer wieder machte sich das Bestreben bei ihr geltend, den

Gestaltung  
und Ernährungs-  
weise.

größten Teil ihres Körpers in laubartige Flächen von geringer Dicke auszubreiten. So wurde sie von möglichst vielen Lichtstrahlen getroffen und konnte sie entsprechend ausnutzen. Submers lebende Wasserpflanzen kamen dadurch zugleich mit größeren Wassermassen in Berührung, aus denen sie ihre anorganische Nahrung schöpften. Bei Landpflanzen übernahm die Wurzel die Aufgabe, anorganische Nährlösungen dem umgebenden Erdreich zu entziehen, und auch sie schritt nun ihrerseits dazu, ihre Berührungsflächen mit dem Boden durch reiche Verzweigung möglichst zu vergrößern. — Bei den Wesen, deren Entwicklung die tierischen Bahnen einschlug, mußte hingegen die Ausbildung aller den Ortswechsel erleichternden Apparate gefördert werden, damit sie in den Besitz jener organischen Nahrung gelangen, die sie selbst sich nicht zu bereiten vermögen. Freilich gibt es auch Tiere, sowohl niederer als auch höherer

Festsitzende  
Tiere.

Organisation, die verschiedenen Abteilungen des Tierreichs angehören, welche zum mindesten auf bestimmten Entwicklungszuständen eine ebensolche festsitzende Lebensweise wie die Pflanzen führen. Sie ernähren sich aber wie die sonstigen Tiere von der Substanz anderer Wesen, und da sie diesen nicht nachjagen können, so müssen sie in anderer Weise sie erbeuten. Der Bewegung dienende, freie Gliedmaßen sind bei ihnen unterdrückt, dafür verfügen sie über mannigfache Fangapparate und die Fähigkeit, Wasserströme zu erzeugen, die ihnen die Beute sichern. Solche Ernährungsweise ist aber nur im Wasser möglich, daher es festsitzende Tiere auf dem Lande nicht gibt. Wie lehrreich ist es, daß bei festsitzenden Tieren, im Gegensatz zu freilebenden, sich, wie bei Pflanzen, wieder Hermaphroditismus einzustellen pflegt!

Aufnahme fester  
Nahrung durch  
Amöben.

Membranlose Wesen mit amöboidem Körper vermögen außer flüssiger auch feste Nahrung in ihren protoplasmatischen Leib aufzunehmen. Ein Plasmodium, wie wir es bei den Myxomyceten fanden, umfließt allmählich Stärkekörner, die man in seinen Weg streut und verdaut sie dann. Man kann unter dem Mikroskop feststellen, daß solche Stärkekörner im Innern des Plasmodiums langsam gelöst werden und schließlich schwinden. Auch eine kieselschalige Diatomee würde dieses Plasmodium nicht verschmähen, ihren Protoplasten verdauen, die unverdauliche Schale aber dann ausstoßen. Solche Auswurfstoffe bezeichnen auf einer Unterlage, über die ein Plasmodium hinwegkroch, den Weg, den es verfolgt hat. — Nach ihrer Umhüllung mit allseitig abgeschlossenen Membranen hört für pflanzliche Zellen die Möglichkeit auf, feste Körper von außen in ihre

Flüssige Nahrung  
der Pflanzen.

Protoplasten aufzunehmen. Es können fortan nur noch solche Stoffe in ihren Zelleib gelangen, denen die Membran den Durchgang nicht verwehrt. Es sind das Stoffe „kristalloider“ Natur, d. h. solche, welche mit dem Kristallisationsvermögen auch die Fähigkeit verbinden, echte Lösungen zu bilden, sowie Gase, die sich in dem Wasser lösen, das die Membranen durchtränkt, die somit auch in gelöstem Zustand diese Membranen passieren. Im Gegensatze zu den Kristalloiden vermögen Kolloide, d. h. Stoffe, die nicht kristallisieren, und die keine echten Lösungen bilden, vielmehr nur in feiner Verteilung im Wasser schweben, Membranen nicht zu durchqueren. Auf Lösungen von Gasen und kristalloiden Stoffen bleibt die Pflanze somit bei der Aufnahme anorganischer



Nahrung aus der unbelebten Natur beschränkt. Es handelt sich dabei um allgemein verbreitete Stoffe, durchaus aber nicht um solche, die am reichlichsten auf unserem Erdballe vertreten sind. Denn nicht alle anorganischen Stoffe verfügen über jene chemischen und physikalischen Eigenschaften, die zur Bildung organischer Körper erforderlich sind. Der geeignetste unter diesen Stoffen, ein Grundstoff, dessen Bestehen den Aufbau der organischen Welt tatsächlich ermöglicht hat, ist der Kohlenstoff, den die Pflanze als Kohlensäure aufnimmt. Der Kohlenstoff bildet demgemäß das wichtigste, anorganische Nahrungsmittel der Pflanze, die ihn aber erst dem sie umgebenden Wasser oder der atmosphärischen Luft entnehmen muß, worin er nur in geringen Bruchteilen von Prozenten vertreten ist. Unter den Stoffen, welche die Membranen der Zellen passieren können, treffen die Protoplasten dann noch eine weitere Auswahl, und nur solche Stoffe, denen auch sie, unter bestimmten Voraussetzungen, den Eingang gewähren, machen in letzter Instanz ihre Nahrung aus.

Die anorganischen Nahrungsstoffe der Pflanzen.

Das Vermögen, auch feste Stoffe in das Innere des Körpers aufnehmen zu können, blieb ein Attribut des Tierreichs. Doch änderten sich die Mittel und Wege dieser Aufnahme im Laufe der phylogenetischen Entwicklung. Ein Verschlingen des fremden Körpers durch Umfließen mit Leibessubstanz, wie es das Plasmodium uns zeigte, ist nur bei amöboiden Wesen möglich. Auch einzellige, nackte Wesen mit festerer, bestimmt geformter Oberfläche brauchen bereits vorgebildete Öffnungen, sollen feste Stoffe in ihr Protoplasma gelangen, bzw. dieses wieder verlassen. Bei mehrzelligen Wesen werden besondere Hohlräume zwischen den Protoplasten ausgebildet, in welche die feste Nahrung durch die Mundöffnung gelangt, worauf nicht der aufgenommene, feste Körper selbst, sondern die in ihm enthaltenen, in Lösung versetzten Nahrungsstoffe es sind, die in das Innere der Protoplasten Eingang finden. Die Pflanze, die nur gelösten Stoffen gestattet, in ihren Körper einzudringen und zugleich schon eine Auswahl unter diesen Stoffen trifft, häuft auch unbrauchbare Reste nicht in solcher Masse an, daß sie besondere Öffnungen nötig hätte, um sie zu beseitigen. In der festen Nahrung, die das Tier ohne vorausgehende Sonderung ihrer Bestandteile in seinen Körper aufnimmt, gelangen in diesen aber sehr viele nicht verdauliche Substanzen, die von den verdaulichen getrennt und schließlich aus dem Körper entfernt werden müssen. So bilden sich in den Körpern höher organisierter Tiere immer komplizierter werdende Darmsysteme aus, um die Ausnutzung einer derartigen Nahrung zu ermöglichen. Die Aufnahme der Nahrungsstoffe in die lebendigen Zelleiber erfolgte aber dabei grundsätzlich nicht anders als in pflanzliche Protoplasten, nämlich ebenfalls in gelöster Form und mit Auswahl. Das Tier vermag weder Kohlenhydrate noch Eiweißkörper, diese beiden Grundsubstanzen der organischen Nahrung, aus Stoffen, welche die anorganische Welt liefert, zu erzeugen, es entnimmt sie der Pflanzenkost, oder in konzentrierterer Form der Fleischnahrung, d. h. der Leibessubstanz anderer Tiere, die in letzter Instanz ihren Körper der pflanzlichen Nahrung verdanken. — Wie die Tiere von der Arbeit

Die feste Nahrung des Tieres.

Organische Nahrung der Tiere.

Ernährung nicht-  
grüner Pflanzen.

grüner Pflanzen, leben auch solche pflanzliche Organismen, die nicht selber grün gefärbt sind, so die große Abteilung der Pilze, von dieser. Sie brauchen organische Nährstoffe, die sie in gelöster Form durch ihre Membranen in das Innere der Protoplasten aufnehmen. Ihre Ernährung ist vom Lichte unabhängig, wie denn beispielsweise künstliche Champignonkulturen stets im Dunkeln gehalten werden. Die flächenartigen Ausbreitungen für Lichtgenuß fallen bei solchen Pflanzen demgemäß auch fort, hingegen macht sich bei ihnen Oberflächenvergrößerung nach Art von Wurzelverzweigung geltend, sofern als die Ernährungsbedingungen das verlangen, d. h. der Nahrungserwerb dadurch erleichtert wird. Vertreter der obersten Abteilungen des Pflanzenreichs, die sich einer parasitischen Lebensweise anpaßten, büßten zu gleicher Zeit ihren grünen Apparat und ihre Blattflächen ein und leben ähnlich wie die Tiere von organischer Substanz. — Andererseits richteten sich gewisse niedere Tiere,

Ungewohnte Ernährungsweise  
der Tiere.

wie manche Infusorien und Schwämme, ja, selbst einige Strudelwürmer, auf pflanzliche Lebensweise dadurchein, daß sie sich mit grünen Pflanzenzellen assoziierten. Statt kleine, grüne Algen einer bestimmten Art, die sie in ihre Protoplasten aufgenommen haben, zu verdauen, lassen sie diese im Lichte für sich arbeiten und entnehmen ihnen die erzeugten organischen Stoffe. Dadurch werden sie einem mit grünem Apparat ausgestatteten Pflanzenkörper physiologisch ähnlich. Manchen Infusorien kann bei solcher Lebensweise die Mundöffnung zuwachsen, so daß sie dann nicht weiter vermögen, feste Nahrung aufzunehmen. Eine ähnliche Folge, doch aus anderen Ursachen, hatte bei den Bandwürmern (*Cestoden*), also Vertretern einer weit höheren Abteilung des Tierreichs, das Leben im Darm anderer Tiere, aus deren Speisebrei sie sich ernähren. Diesem entnehmen sie gelöste Nährstoffe mit den Protoplasten ihrer Haut, in ebensolcher Weise, wie es die den Darm ihres Wirtes auskleidenden Zellen tun. Bei solcher Lebensweise haben die Bandwürmer Mundöffnung und Darm ganz eingebüßt.

Leistungsfähigkeit der Pflanzen  
durch Membranen herabgesetzt.

Die Zellhäute, mit denen sich die Protoplasten auf ihrer zum Pflanzenreich führenden Bahn umhüllt hatten, mußten ihr Zusammenwirken in den immer vielzelliger werdenden Wesen erschweren. Dadurch blieben naturgemäß die Gesamtleistungen des Pflanzenkörpers in allen durch ein unmittelbares Zusammenwirken der Protoplasten geförderten Funktionen hinter jenen des Tierreichs zurück. Das betraf vor allem die Fortpflanzung der Reize, die im Vergleich nur träge durch die trennenden Wände bei den Pflanzen sich vollziehen konnte. Daher auch die Ausbildung von Sinneszentren zu einer bevorzugten Eigenart der Tiere sich entwickelte. Das hat des weiteren eine mangelhafte Zentralisation des Körpers, auch der höchst organisierten Pflanzen, im Vergleich zu den Tieren, zur Folge gehabt. Ihre Individualität ist weniger ausgeprägt, die einzelnen Teile des Körpers von einander unabhängiger, so daß sie getrennt meist zu selbständiger Weiterentwicklung sich befähigt zeigen.

Körperwärme.

Die innere Temperatur des Pflanzenkörpers gleicht, wenn von nur geringen, zudem schwankenden Abweichungen abgesehen wird, ganz der der Umgebung. Nur bei gewissen, an eng begrenzte Entwicklungsvorgänge geknüpften An-

lassen, wird bei bestimmten Pflanzen durch Steigerung des Atmungsvorgangs die Innenwärme merklich über die Temperatur der angrenzenden Luft gesteigert. Ein ähnliches Verhalten gilt aber der Hauptsache nach auch für das Tierreich, denn nur die Vögel und Säugetiere haben es mit Hilfe der Atmung erreicht, eine höhere, dauernd regulierbare Körperwärme sich zu schaffen, die sie, innerhalb bestimmter Grenzen, von der Temperatur der Umgebung unabhängig macht.

Zu einem auffälligen Unterschied zwischen ausgeprägten Tieren und Pflanzen wurde auch die Art ihrer „individuellen Entwicklung“, d. h. ihre Ontogenie. Hoch organisierte Tiere schließen mit dem Reifezustand ihre individuelle Entwicklung im wesentlichen ab. Ihre embryonalen Anlagen sind dann aufgebraucht worden, bis auf einen Rest, der bestimmt ist, weiterhin die Geschlechtsprodukte zu liefern, und bis auf etwaige Zellmassen, die im embryonalen Zustande verharren, um für den Ersatz verbrauchter, älterer Gewebe zu sorgen. Das gilt beispielsweise für die tieferen Lagen der „Matrix“ bei Fischen, Vögeln und Säugern, die bestimmt ist, ältere Teile der Epidermis, die dauernd abgestoßen werden, zu ersetzen, und in welchen daher fortgesetzte Zellvermehrung stattfindet. Auch bei solchen Tieren, von denen es heißt, daß sie zeitlebens wachsen, wie manche Fische und Schildkröten, ist die individuelle Entwicklung in Wirklichkeit eine begrenzte, und nur die der Fortpflanzung dienende, embryonale Substanz verharret als solche in ihrem Körper und liefert die Geschlechtsprodukte, die den ununterbrochenen Zusammenhang zwischen den aufeinanderfolgenden Generationen der betreffenden Art erhalten. Im Gegensatz zu der abgeschlossenen Ontogenie des Tierreichs sehen wir schon in den untersten Abteilungen des Pflanzenreichs sich eine Entwicklungsart ausbilden, die ihrem Wesen nach unbegrenzt ist. Die embryonalen Anlagen, welche die Entwicklung des Individuums einleiten, fahren als solche fort, die Zahl ihrer Zellen durch Teilung zu vermehren und geben dauernd neue Zellen für den Aufbau des Körpers ab. So schließen die fertigen Teile des Körpers mit embryonalen Vegetationspunkten ab, in welchen die Entwicklung sich fortsetzt. Dort erfolgt auch die Sonderung in vegetative und generative Anlagen, so oft als die Pflanze zur Bildung von Geschlechtsprodukten schreitet.

Ontogenie der  
Pflanzen und  
Tiere.

An die unbegrenzte, pflanzliche Entwicklungsart erinnert jene, die gewisse kolonienbildende Tiere aufweisen. Denn es gibt unter ihnen welche, die es zu Verzweigungssystemen bringen, die den pflanzlichen auffällig ähnlich werden können. Eine solche äußerliche Ähnlichkeit hat einer Klasse von Tieren, die im System meist in der Nähe der Würmer untergebracht werden, den Namen „Moostierchen“ oder Bryozoen verschafft. Sie sitzen wie Pflanzen fest ihrer Unterlage an und erheben sich von ihr in Gestalt kleiner Büsche oder Bäumchen. Bei den zu den „Pflanzentieren“ oder Cölenteraten gehörenden Korallentieren entstehen, durch dauernde Vermehrung der in gegenseitiger Verbindung bleibenden Einzeltiere, individuenreiche Stöcke, deren mit kohlensaurem Kalk imprägnierte Skelette die Bildung mächtiger Riffe veranlassen können. Doch handelt es sich

Tierische Stock-  
bildung.



im Gegensatze zu den Pflanzen bei diesen kolonienbildenden Tieren nicht um die Weiterentwicklung an fortbestehenden, embryonalen Vegetationspunkten, vielmehr um eine sich fort und fort wiederholende Vermehrung der in der Kolonie vertretenen Einzeltiere durch Teilung oder Knospung. Falls die Vermehrung durch Teilung vor sich gehen soll, nimmt das Muttertier gleichmäßig an Größe zu, um hierauf in zwei Tochtertiere sich zu spalten; gilt es die Bildung einer Knospe, so entsteht am Muttertier durch lokalisiertes Wachstum eine Ausstülpung, die sich zu einem Tochtertier gestaltet.

Aus dieser einleitenden Übersicht gewinnen wir ein Bild, wie es sich etwa zurzeit von den Entwicklungswegen entwerfen läßt, die zur Ausbildung des Tier- und Pflanzenreiches führten. Zugleich brachte es uns eine Charakteristik jener lebenden Wesen, die wir hier als Pflanzen zusammenfassen wollen.

Gliederung der  
Aufgabe.

Die Aufgabe, die uns an dieser Stelle innerhalb der biologischen Abteilung der „Kultur der Gegenwart“ zufällt, umfaßt nur einen bestimmten Abschnitt der Botanik. Sie soll die Gestaltung des pflanzlichen Körpers behandeln, und ist demgemäß seine Morphologie. Soweit sie den Bau und die Entwicklung der einzelnen Zelle erforscht, nennt man sie Zellenlehre oder Zytologie, wenn sie an die Zellenverbände sich wendet, Gewebelehre oder Histologie; an letzte schließt dann weiter die Anatomie an, das Studium größerer Gewebekomplexe. Dieser Behandlung des inneren Baues der Gewächse soll dann weiter die ihrer äußeren Gestalt sich anschließen. Im Vordergrund unserer Darstellung werden, wie es die uns zugeteilte Aufgabe verlangt, die morphologischen Tatsachen stehen. Doch wollen wir uns der Einsicht nicht verschließen, daß ein tieferes Verständnis des inneren Baues und der äußeren Gestalt eines lebenden Wesens nur zu gewinnen ist, wenn wir sie in Beziehung zu ihren Leistungen bringen. Daher wir auch physiologische Erörterungen in unsere morphologischen Schilderungen einflechten wollen. Wir werden auch noch weiter gehen und, wo es uns geboten scheint, versuchen, den gegebenen Tatbestand in Beziehung zu den Bedingungen der Außenwelt zu bringen. Eine solche „ökologische“ Betrachtungsweise, die es anstrebt, die morphologischen und physiologischen Befunde als Anpassungserscheinungen begreiflich zu machen, ist, auch wo sie auf weniger sicherem Boden sich bewegt, doch geeignet, das Interesse an dem Gegenstand noch zu heben.

Die pflanzliche  
Zelle.

Um gleich vollen Einblick in die Merkmale zu gewinnen, die für eine ausgeprägt pflanzliche Zelle bezeichnend sind, müssen wir uns an ausgewachsene, grüne Körperteile höher organisierter Pflanzen wenden und die Zellen dort im gegenseitigen Verband, innerhalb eines „Zellgewebes“ betrachten.

Das ist nur bei entsprechend starker Vergrößerung an Schnitten möglich, die wir durch den betreffenden Pflanzenteil ausgeführt haben, und die dünn genug sind, um dem Lichte den Durchgang zu gestatten. Solche Schnitte legen wir auf eine Glastafel in einen Wassertropfen und bedecken sie mit einem dünnen Deckglas. Die Untersuchung nehmen wir mit einem Mikroskop, im durchfallenden Lichte, bei etwa 300 maliger Linearvergrößerung vor.

Was uns zuerst im Bilde (Fig. 1) auffällt, das dürften die Zellwände (*m*), und innerhalb der Räume, die sie umgrenzen, grün gefärbte Körner (*cl*) sein. Den Zellwänden liegt von innen eine dünne, lückenlose Schicht von Protoplasma (*c*) an. Sie umschließt den mit wässerigem Zellsaft erfüllten Saft Raum der Zelle (*l*). In dieser farblosen, mehr oder weniger feinkörnigen Protoplasmaschicht werden wir ein annähernd kugeliges oder scheibenförmiges, ebenfalls farbloses Gebilde erblicken (*n*), das den „Kern“ der Zelle darstellt. In seinem Innern tritt uns ein kugeliges „Kernkörperchen“ (*nl*), auch wohl mehrere solche Kernkörperchen, mit stärkerem Lichtglanz entgegen. In die Protoplasmaschicht sind auch die grünen, ellipsoidischen Körner, die Chlorophyllkörner (*cl*), eingebettet. In ihrem Innern lassen sie meist noch kleinere, körnige Einschlüsse erkennen. Die Protoplasmaschicht kann in solchen Zellen so dünn sein, daß es Schwierigkeit bereitet, sie an der Zellwand zu unterscheiden. Man wendet alsdann die „Plasmolyse“ an, damit sie deutlicher sichtbar werde. Man setzt zu diesem Zwecke dem Präparat eine an sich unschädliche Flüssigkeit hinzu, die eine starke Anziehung auf Wasser ausübt, etwa Glycerin oder Salpeterlösung. Zu diesen wandert Wasser aus dem Zellsaft über, so daß der Saft Raum sich verkleinert und eine Zusammenziehung des ganzen Protoplasten bewirkt. Dieser hebt sich von der Zellwand, der er dicht angeschmiegt war, ab und bietet sich nun frei der Beobachtung dar. So stellt man mit Sicherheit, und zwar in jeder noch am Leben befindlichen Pflanzenzelle ausnahmslos, fest, daß der Protoplast, auch wenn er auf eine ganz dünne Protoplasmaschicht eingeschränkt war, einen in sich völlig abgeschlossenen Schlauch darstellt und auch dann noch einen Kern besitzt.

Das den Körper des Protoplasten bildende Protoplasma nennen wir Zellplasma oder Zytoplasma. Dieses schließt, wie wir zuvor sahen (Fig. 1), als besondere Gebilde, den Kern und die Chlorophyllkörner ein. Alle lebenden Bestandteile des Protoplasten fassen wir in dem Begriff des „Protoplasma“ zusammen. Dieser Begriff ist somit auch auf die Chlorophyllkörner auszudehnen, da sie lebendige Gebilde darstellen, und als solche Träger des grünen Farbstoffes sind.

Der Protoplast wird an seiner Oberfläche von einer Plasmahaut, der sog. „Hautschicht“ abgeschlossen, die zytoplasmatischer Natur ist und als lebendiger Bestandteil zu ihm gehört. Dieser Hautschicht fallen wichtige Aufgaben am Protoplasten zu. Denn sie bestimmt über die Stoffaufnahme in sein Inneres und spielt, allem Anschein nach, eine bedeutende Rolle beim Reizempfang. Gegen den großen Saft Raum und sonstige etwa noch vorhandenen Saftbehälter ist der Zelleib ebenfalls durch zytoplasmatische Häute abgegrenzt. Diese „Vakuolenwände“ zeichnen sich durch besondere Widerstandsfähigkeit aus. Sie können noch am Leben sein, wenn der übrige Protoplast durch schädliche Stoffe,

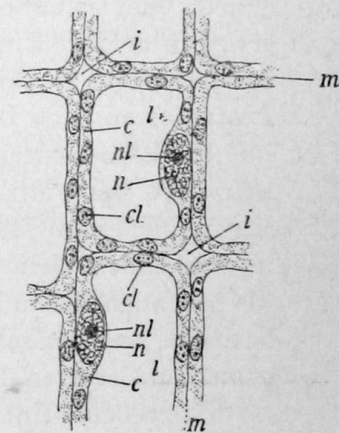


Fig. 1. Schematische Darstellung aneinander grenzender Pflanzenzellen. Nur eine Zelle vollständig. Bezeichnet mit *c* der zytoplasmatische Wandbelag, mit *n* der Zellkern, mit *nl* das Kernkörperchen, mit *cl* die Chlorophyllkörner, die Stärkekieschlüsse führen, mit *m* die Zellwand (Membran), mit *l* der Saft Raum, mit *i* die Zwischenzellräume. Vergr. etwa 300.

Protoplasma.

Hautschicht.  
Vakuolenwände.



die man auf ihn einwirken ließ, getötet wurde. Sie beherrschen den Stoffaustausch zwischen den Safträumen und dem Zytoplasma; ihre Widerstandsfähigkeit ermöglicht es, daß bestimmte Vakuolen unter Umständen solche Stoffe abschließen, die giftig für die Protoplasten sind. Von den die Zellwände bildenden Membranen unterscheiden sich die Hautschichten und Vakuolenwände der Protoplasten in ihren osmotischen Eigenschaften rein physikalisch dadurch, daß sie „semipermeabel“ sind.\* Denn jene Membranen lassen Lösungen kristalloider Körper passieren, sie verwehren nur den kolloiden Körpern, die keine echten Lösungen bilden, vielmehr in der Flüssigkeit suspendiert sind, den Durchgang. Die zytoplasmatischen Hautschichten und Vakuolenwände sind hingegen auch für kristalloide Körper schwer oder gar nicht durchlässig, nur für Wasser sind sie unbegrenzt wegsam. Doch diese ihre physikalische Eigenschaft steht unter dem Einfluß von Lebensfunktionen. Diese vermögen ihr entgegenzuwirken und zu veranlassen, daß ein Austausch gelöster Stoffe zwischen den Protoplasten nach Bedarf stattfindet, solche Stoffe auch, wenn nötig, in Vakuolen, Zwischenzellräume, oder selbst an die Oberfläche des Pflanzenkörpers befördert werden. Durch die Semipermeabilität der Zytoplasmahäute, die Eigenschaft somit, daß sie ohne das Eingreifen spezifischer Lebensvorgänge, fast

**Turgor.** ausschließlich dem Wasser den Durchgang gewähren, wird der „Turgor“ der lebenden Zellen bedingt. Es ist das der hydrostatische Druck, der in ihnen herrscht, und der sehr hohe Werte erreicht. Verfügbares Wasser muß, den allgemeinen Gesetzen der Diffusion folgend, von dem Orte seiner höheren Konzentration zu dem seiner geringeren sich bewegen, also von reinem Wasser, wo die Wassermoleküle am zahlreichsten sind, zu einer Salzlösung etwa, die sie in kleinerer Zahl enthält. Das ist die Ursache der Erscheinung, die als die Anziehung einer solchen Salzlösung auf Wasser bezeichnet wird. Das ist auch die Ursache der Anziehung, die der Zellsaft auf Wasser ausübt. Besonders sind es die in ihm gelösten, kristalloiden Körper, denen hohe osmotische Leistungsfähigkeit zukommt. Diese hält an, weil die semipermeablen, zytoplasmatischen Häute auch den Kristalloiden den Durchgang nicht gewähren. Das Vorhandensein von fünf Prozent Rohrzucker in einem gegebenen Zellsaft würde genügen, um innerhalb des betreffenden Zelleibes osmotische Druckhöhen bis zu  $3\frac{1}{2}$  Atmosphären zu erzeugen. Der weiche, den Saftraum umhüllende, zytoplasmatische Belag würde einem solchen Druck nicht standhalten. Doch dieser Belag findet ein Widerlager an der festen, äußeren Zellwandung, auf die der Druck sich überträgt. Diese wird elastisch gespannt und ihr Gegendruck verhindert schließlich eine weitere Wasserzufuhr in den Saftraum, er bewirkt es, daß ebensoviel Wasser aus der Zelle herausgepreßt wird, als durch osmotische Saugung in sie eintritt. — Legt man pflanzliche Schnitte in Lösungen kristalloider Körper ein, die stärker sind als die Lösungen in den Protoplasten, so wandert Wasser aus diesen zu jenen, und es ziehen sich die Protoplasten zusammen, eine Erscheinung, die wir als Plasmolyse bereits kennen gelernt haben. Die Stärke der Lösung, die nötig ist,

**Plasmolyse** um eine Plasmolyse einzuleiten, klärt uns, falls diese Lösung den Protoplasten sonst nicht schädigt, über die Druckverhältnisse auf, die innerhalb der Zellen

herrschen. Wir stellen auf solche Weise fest, daß dieser Druck für gewöhnlich nicht unter fünf Atmosphären beträgt.\* Der in den Zellen herrschende Turgor ist es, der vor allem die Steifheit grüner Pflanzenteile bedingt. Fehlt es solchen Pflanzenteilen an dem nötigen Wasser, so welken sie. Das lehren uns besonders Das Welken häufig die in Töpfen kultivierten Pflanzen. Haben wir vergessen, sie zu begießen, so lassen sie ihre Sprosse hängen. Baldige Versorgung mit neuem Wasser kann ihnen ihren Turgor wiedergeben. Daß es die lebendigen Zytoplasmahäute sind, unter deren Herrschaft der Turgor steht, zeigt der Umstand, daß ihr Tod die Steifheit eines weichen Pflanzenteils sofort aufhebt. Eine rote Rübe, die wir durch tiefe Kältegrade getötet haben, ist nach dem Auftauen schlaff und läßt sich wie ein Schwamm auspressen. Die rote Färbung der vortretenden Flüssigkeit lehrt uns zugleich, daß es auch die lebenden Zytoplasmahäute waren, welche den roten Farbstoff in den Saftäumen bannten, und daß, nachdem ihr Widerstand gebrochen ist, die Zellwandungen ihm den Durchtritt nicht zu verwehren vermögen.

Das mußte alles hier schon in die morphologische Aufgabe, die uns obliegt, eingeschaltet werden, um uns einen Begriff von der Bedeutung und der Leistungsfähigkeit jener lebendigen Substanz der Zelle zu geben, auf die wir in unseren Schilderungen unausgesetzt werden zurückzukommen haben.

Also eine ganz dünne Lage dieser lebenden Substanz, die lückenlos einen Saftraum umschließt, ermöglicht es, mitsamt ihrem Kern, daß sich alle Vorgänge des Lebens in einer pflanzlichen Zelle abspielen.

Auf einen so dünnen Wandbelag zeigt sich aber das Protoplasma einer lebenden Zelle höher organisierter Gewächse erst dann eingeschränkt, wenn diese Zelle ihre volle Ausbildung erreicht hat. Wenden wir uns an die embryonalen Zellen dieser Gewächse, so finden wir sie mit Protoplasma mehr oder weniger vollständig angefüllt. So tritt uns als erste Zelle, mit der ihre Entwicklung beginnt, das Ei entgegen. Es klingt für den Uneingeweihten etwas eigen, wenn er hört, daß auch eine solche Pflanze ihren Ursprung aus dem Ei nimmt. Tatsächlich beginnt aber die Ontogenie aller Wesen, die eine bestimmte Höhe der phylogenetischen Entwicklung erreicht haben, aus einer einzigen Zelle, der eine derartige Bezeichnung zukommt. Das Ei müssen wir bei einer hoch organisierten Pflanze, etwa bei einer Lilie, im Innern des Fruchtknotens suchen, jenes Gebildes, das sich in der Mitte der Blüte erhebt. Dieser Fruchtknoten schließt Samenanlagen ein. Halbiert man eine Samenanlage der Länge nach, so weist sie eine mittlere, dem bloßen Auge noch eben kenntliche Höhlung auf, in deren oberen Ende sich erst bei stärkerer Vergrößerung das in Betracht kommende Ei auffinden läßt. Es stellt einen rundlichen Protoplasten dar, der in seinem zytoplasmatischen Körper einen, im Verhältnis zu dessen Gesamtmasse, groß erscheinenden Kern und einen nur kleinen Saftraum birgt. Die Eier der Pflanzen sind, ebenso wie jene der Tiere, nackte Protoplasten, und sie scheiden, erst nachdem ihre Befruchtung erfolgt ist, eine dünne Zellhaut aus. Das befruchtete Ei beginnt dann zu wachsen, und sich zu teilen. Auf diese Weise geht aus ihm eine Keimanlage hervor, die zunächst aus gleichförmig embryonalem Gewebe

Embryonale  
Zellen.

besteht, an der sich aber alsbald bestimmte Gewebe von den embryonal bleibenden Vegetationspunkten zu sondern beginnen. Die Vegetationspunkte behalten auch an der erstarrten Pflanze ihren embryonalen Charakter bei und geben dauernd neue Zellen an ihren Körper ab, die sich entsprechend weiter differenzieren und schließlich die ihnen zukommende Ausbildung erlangen (Fig. 2).

Das embryonale Gewebe der Pflanzen zeichnet sich durch seinen Protoplasmareichtum dauernd aus. Das lehrt der Anblick selbst solcher Schnitte, die man den Sproßgipfeln eines ganz alten Baumes entnommen hat. Auch sie weisen kleine, mit Protoplasma angefüllte Zellen auf. Solche embryonale Zellen schließen stets lückenlos zusammen und weisen sehr dünne Zellwände auf. In jedem der von dichtem, körnigem Zytoplasma gebildeten Zellkörper

(Fig. 3, I) liegt zentral der große, meist noch dichter als dieses Zytoplasma erscheinende Zellkern (*n*) eingebettet. Sein Durchmesser mag zwei Drittel des Gesamtdurchmessers der Zelle betragen. In diesem embryonalen Zustand ist, sofern man von den dünnen Zellhäuten (*m*) absieht, der pflanzliche Charakter der Zellen noch wenig ausgeprägt; sie gleichen in ihrem Verhalten annähernd den tierischen. Auch wächst dieses embryonale, pflanzliche Gewebe als solches, nicht anders als das tierische, d. h. durch Neubildung von Protoplasma in den Zellen, was eine Vergrößerung ihres Körpers und ihre darauf folgende Vermehrung durch Teilung bedingt. Ein auf Protoplasmazunahme beruhendes, pflanzliches Wachstum kann aber nicht ergiebiger als jenes

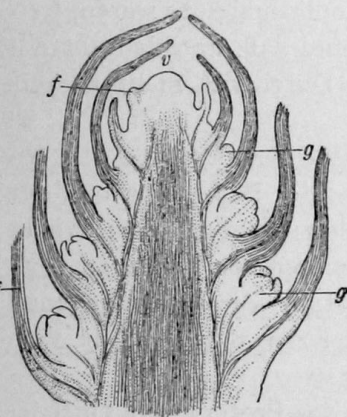


Fig. 2. Sproßscheitel einer phanerogamen Pflanze. Bei *v* Vegetationskegel, *f* Blattanlagen, *g* Achselknospenanlagen. Vergr. 42.

eines tierischen Körpers sein. Die auffällig rasche Größenzunahme, durch welche die Pflanzen vor den Tieren sich auszeichnen, und die es manchen Gewächsen ermöglicht, ihre Sprosse in einem Tage um einen halben Meter und selbst mehr zu verlängern, stellt eine spezifische Einrichtung bei Pflanzen dar, die erst auf das embryonale Wachstum bei ihnen folgt.

Ihr Wesen ergibt sich uns aus dem Studium der Veränderungen, die eine pflanzliche Zelle durchmacht, nachdem sie aus dem embryonalen Zustand herausgetreten ist. Betrachten wir einen zarten, medianen Längsschnitt durch den Sproßscheitel einer höher organisierten Pflanze, der für gewöhnlich Kegelform besitzt und daher Vegetationskegel heißt (Fig. 2), so finden wir sein oberes Ende von embryonalem Gewebe eingenommen. Indem wir uns nun langsam von diesem oberen Ende entfernen, sehen wir die Zellen an Größe zunehmen. Das geschieht dann aber nicht mehr durch entsprechende Vermehrung ihres Protoplasmas, sondern durch Aufnahme von Wasser in blasenförmige, als Vakuolen (*v*) bezeichnete Hohlräume, die jetzt im Zytoplasma auftreten (Fig. 3, II). Die Zahl dieser Vakuolen vermehrt sich; schließlich verschmelzen sie miteinander und bilden den Saft Raum (Fig. 3, III, *w*), um welchen das Protoplasma schließlich nur noch eine Schicht von geringer Dicke bildet. Die Zelle mag währenddem wohl das

Wachstum  
der embry-  
onalen Ge-  
webe.

Eigenart des  
pflanzlichen  
Wachstums.

Wasser  
als Wachstums-  
material.



Vielfache ihres ursprünglichen Volumens erreicht haben. Das ist die Ursache des raschen Pflanzenwachstums. Die Pflanze verwertet hierzu ein Material, das die unbelebte Natur ihr in unbegrenzter Menge darbieten kann, das sie sich somit nicht selber herzustellen braucht, das sie vielmehr, falls sie im Wasser lebt, mit ihrer ganzen Oberfläche aus dem umgebenden Medium, falls sie das Land bewohnt, mit ihren Wurzeln aus dem Boden schöpft.

Auch bei Tieren spielt übrigens in den Phasen schnellsten Wachstums die Wasseraufnahme in das Protoplasma eine weit größere Rolle, als man früher glaubte.\*) Bei der Froschlarve beträgt beispielsweise der Prozentsatz des Wassers im Verhältnis zu dem Gesamtgewicht des Körpers, am Tage des Auskriechens 56 und nach 15 Tagen 96. Das Protoplasma ist dann von entsprechend mehr Wasser, bzw. Zellsaft durchtränkt und hat in demselben Maße an Volumen gewonnen. Die Ausbildung eines einzigen, zentralen Safttraums und dessen besondere Verwertung beim Wachstum, bleibt bei alledem eine spezifisch pflanzliche Einrichtung, die auch das Vorhandensein solcher Zellhäute, wie sie den Pflanzen eigen sind, verlangt.\*) Dieselben Kräfte, die wir als die Bewerksteller des Turgors in den pflanzlichen Zellen erkannt haben, sind es auch, die über ihre ergiebige Größenzunahme bestimmen. Dort, wo es nur darauf ankommt, einem gegebenen Pflanzenteil durch Turgor die nötige Festigkeit zu verleihen, wird ein stetiger Gleichgewichtszustand zwischen der Wasseranziehung durch den Zellsaft und der elastischen Spannung der Membran hergestellt. In wachsenden Zellen, deren Membran eine Flächenzunahme erfährt, nimmt naturgemäß deren Spannung ab, so daß der Zellsaft neues Wasser an sich reißen kann. Er wird dabei verdünnt und seine osmotische Leistungsfähigkeit herabgesetzt. Die Membran müßte schließlich bei solchem Vorgang ihre Spannung ganz einbüßen, wenn der Protoplast nicht für gleichzeitige Erhöhung des Turgors in seinem Safttraum sorgen würde. Das tut er durch Erzeugung neuer, osmotisch wirksamer Stoffe. Das ist auch sonst notwendig, weil die Dehnbarkeit der Membran sich allmählich verändert: sie ist am größten in der Jugend und nimmt mit dem Alter ab. Daher greift die lebendige Substanz durch aktive Arbeit fortgesetzt in die physikalischen Vorgänge regulierend ein und wacht darüber, daß jene Spannung der Membran, die zudem zu ihrem Wachstum notwendig ist, erhalten bleibe. Diese Spannung ist aber je nach der Pflanzenart und den gegebenen Bedingungen verschieden. — Die ge-

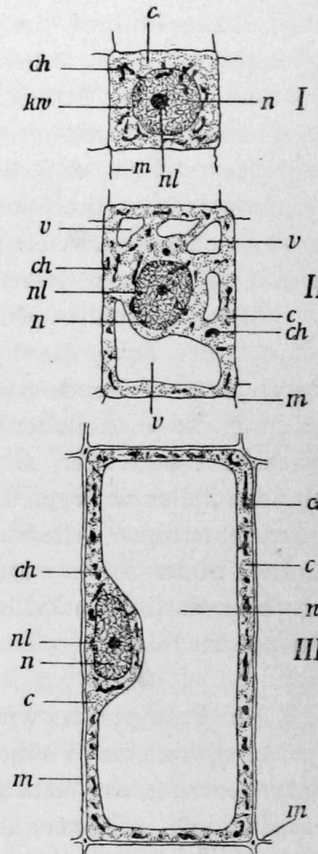


Fig. 3. Schematische Darstellung von Zellen, die dem Sproßscheitel einer höher organisierten Pflanze entnommen sind. I am Vegetationspunkt, noch ganz embryonal. II mit verschiedenen großen Vakuolen im Zytoplasma. III mit nur einem Safttraum, der aus der Verschmelzung der Vakuolen hervorging; das Zytoplasma hier nur noch einen Wandbelag bildend. n Zellkern, nl Kernkörperchen; ch Chondriosomen, v Vakuolen, w Safttraum, c Zytoplasma, m Zellhaut, kw Kernhaut. Vergr. etwa 300.

Regulation durch  
das Protoplasma.

Große Periode  
des Wachstums.

dehnte Membran müßte dauernd an Dicke einbüßen, wenn ihr nicht, vom Protoplasten aus, immer neue Membranschichten angelagert, bzw. solche Membranstoffe geliefert würden, die in schon vorhandene Membranschichten eindringen, um sie zu vergrößern. Der ganze Vorgang schreitet bei den höher organisierten Pflanzen derart fort, daß sowohl im Sproß wie in der Wurzel eine Erscheinung zur Geltung kommt, die Julius Sachs als die große Periode des Wachstums bezeichnet hat. Sie äußert sich in einer zunächst steigenden, dann sinkenden Schnelligkeit der Streckung, in dem Maße, als die Entfernung von dem Vegetationspunkte zunimmt, bis schließlich dieses Wachstum ganz aufhört. Man kann feststellen, daß der großen Periode des Wachstums entsprechend, die Atmungskurve zunächst steigt und dann fällt. Der vitale Verbrennungsvorgang in den Zellen erfährt eben bei zunehmender Schnelligkeit des Wachstums eine Zunahme, um bei dessen Abnahme zu sinken.

Die Ausprägung  
pflanzlicher  
Merkmale.

Mit wachsender Entfernung vom Vegetationspunkt haben sich an der pflanzlichen Zelle, die dort in ihrem embryonalen Zustand so tierähnlich war, durch fortschreitende Ausbildung des Safttraums und Förderung der Membranbildung, die pflanzlichen Merkmale immer stärker ausgeprägt. Ist das Längenwachstum vollendet, so nimmt die Membrandicke meist noch merklich zu. Manche Zellen verlegen ihre Aufgabe jetzt ganz in diesen Vorgang und brauchen ihren lebendigen Zelleib dabei auf, um als Skeletteile der Pflanze zu fungieren. Andere büßen schon während ihres Längenwachstums, oder bald danach, ihren protoplasmatischen Zelleib ein, um die Wasserbahnen der höher organisierten Pflanze zu bilden.

Chemische Natur  
des Protoplasmas.

Das Protoplasma wird nicht von einem einzigen chemischen Stoffe gebildet, vielmehr von einer Vielheit solcher. Wieviel von dem, was uns als Protoplasma entgegentritt, aus lebendiger Substanz besteht, d. h. organisiert und reizempfindlich ist, aktiv in die Entwicklungsvorgänge eingreift und die Stoffwechsellerscheinungen reguliert, wieviel nur plastisches Reservematerial darstellt, läßt sich nicht entscheiden. Sicherlich spielen aber im lebenden Protoplasma die Eiweiß- oder Proteinstoffe die Hauptrolle. In die chemische Zusammensetzung dieser Eiweißstoffe gehen außer Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, auch Stickstoff in erheblicher Menge, etwa zu 15 bis 19 Prozent und außerdem Schwefel, teilweise auch Phosphor ein. Es handelt sich um sehr kompliziert gebaute Körper, um hochmolekulare Verbindungen im Sinne der Chemie, die eben aus diesem Grunde geeignet waren, das Substrat des Lebens zu bilden. Sie stellen auch die zusammengesetztesten chemischen Bestandteile der lebenden Wesen dar und werden zumal dort angehäuft, wo die Lebensvorgänge sich besonders energisch abspielen. In ihrer Aufgabe unterstützt sie ihre kolloidale Natur, d. h. die Eigenschaft mit ihren Lösungsmitteln nicht Lösungen im wahren Sinne des Wortes, sondern nur Suspensionen sehr feiner Teilchen zu bilden. Solche kolloidale Lösungen sind durch einen hohen Grad von Veränderlichkeit ausgezeichnet und können oft durch äußerst geringe Einflüsse zu einer Änderung ihres Zustandes veranlaßt werden, so wie es eben die

Kolloidale  
Eigenschaften.

mannigfachen Erscheinungen des Lebens verlangen. Zudem gehen Eiweißstoffe unter sich und mit anderen Substanzen weitere Verbindungen von steigender Komplikation ein. Unter diesen nehmen die wichtigste Stelle die Nukleoproteide ein, die vornehmlich in den Zellkernen der organischen Wesen ihren Sitz haben. Die gewohnten Reaktionen auf Protoplasma, die der Mikroskopiker anzuwenden pflegt, rühren von den Eiweißkörpern her. Es ist das die dunkelviolette, bzw. rote Färbung mit Kupfersulfat und Kalilauge, sog. Biuretreaktion, eine gelbe Färbung beim Erwärmen mit starker Salpetersäure, sog. Xanthoproteinreaktion, eine violette Färbung mit  $\alpha$ -Naphthol und konzentrierter Schwefelsäure, sog. Furfurolreaktion, eine Braunfärbung durch Jodlösung, eine ziegelrote Färbung bei Einwirkung von salpetersaurem Quecksilberoxydul, dem sog. Millonschen Reagens, eine rosenrote Tönung mit Schwefelsäure, nach vorausgehendem Zusatz von Zucker, bekannt als Raspailsche Reaktion. Diese Erkennungsmittel erfüllen innerhalb des in Betracht kommenden Gebietes meist ihren Zweck, sind aber nicht in allen Fällen maßgebend, da es auch anderweitige Stoffe gibt, denen ähnliche Farbenreaktionen zukommen. Andererseits geben oft gerade die wichtigsten Eiweißstoffe des lebenden Organismus einzelne dieser Reaktionen nicht, so die Nukleoproteide nicht die Biuret- und Millonsche Reaktion. Daher das Ergebnis solcher Reaktionen stets kritisch zu prüfen ist. Die Wichtigkeit dieser Nukleoproteide als der eigentlichen Bildungstoffe des Protoplasma ergibt sich auch daraus, daß sie in hungernden Organismen am längsten dem Abbau widerstehen. In fast endloser Mannigfaltigkeit sind als weitere Bestandteile des Protoplasmas bestimmte, sehr kompliziert gebaute, durch Äther und andre analoge Lösungsmittel ausziehbare, mit Eiweißstoffen verbundene Körper, die sog. Lipoiden, und als ihr wichtigster Vertreter das Cholesterin, nachgewiesen, außerdem die höchst unbeständigen, äther- und alkohollöslichen, phosphorhaltigen, organischen Verbindungen, die man als Phosphatide zusammenfaßt. Man möchte jetzt von chemischer Seite annehmen, daß jeder Organismus über eine besondere Kernsubstanz verfügt, und daß jeder Zellenart eigenartige Phosphatide zukommen. So dürfte wohl nach alledem auch der Laie eine Vorstellung davon gewinnen, um was für komplizierte Probleme es sich bei der Erforschung der Lebenssubstanz handelt\*.

Den unermüdlichen Bemühungen von Emil Fischer ist es bereits gelungen, der synthetischen Herstellung der Eiweißkörper im chemischen Laboratorium, d. h. deren künstliche Erzeugung aus ihren Elementen, recht nahe zu kommen. Wie die Pflanze verfährt, um aus stickstoffhaltigen Nährstoffen Eiweißkörper zu bilden, ist noch wenig aufgeklärt. Vom rein chemischen Standpunkte müßte eine vorausgehende Reduktion der Nitrates des Bodens durch die Pflanze zu Ammoniak und dessen Verwertung zur Synthese von Aminosäuren, sowie deren weitere Verkettung, am wahrscheinlichsten erscheinen. Allein es nimmt neuerdings die Zahl der Pflanzen dauernd zu, in welchen sich Zyanwasserstoff nachweisen läßt und dort möglicherweise eine der Vorstufen der Eiweißsynthese darstellt.\* Man könnte daraus folgern, daß vielleicht ganz allgemein in



den sich selbständig ernährenden Pflanzen, als erste Stufe der Vereinigung von Stickstoff und Kohlenstoff Zyanwasserstoff, d. h. die wegen ihrer Giftigkeit allbekannte Blausäure, entsteht, für gewöhnlich aber sofort weiter verarbeitet wird und nur in gewissen Fällen sich nachweisbar anhäuft. Doch darüber müssen weitere Untersuchungen erst entscheiden. Außer den durch die Pflanze von außen aufgenommenen Stickstoffverbindungen treten in die Eiweißbildung die von ihr erzeugten Kohlenhydrate ein, woraus sich erklärt, daß der bevorzugte Entstehungsort der Eiweißkörper in der höher organisierten Pflanze die grünen Blätter sind, also die hauptsächlichsten Laboratorien für Kohlenhydratdarstellung. Bei Vorhandensein von Kohlenhydraten kann die Eiweißbildung auch im Dunkeln vor sich gehen, wird aber in bestimmten ihrer Phasen, wie die Versuche von E. Godlewski besonders lehrten, durch das Licht gefördert.

Wie schon hervorgehoben wurde, befindet sich unter Führung von Emil Fischer die Chemie bereits auf dem Wege zur Eiweißsynthese. Daß künstliches Eiweiß, wenn es wirklich erreicht wird, dem natürlichen als Nahrungsmittel Konkurrenz machen sollte, ist auch nach der Ansicht von Emil Fischer nicht anzunehmen, da die Natur hier auch weiter zweifellos billiger produzieren wird.

Fixierung  
der Protoplasten.

Durch höhere Temperaturen und bestimmte Chemikalien können wir am Protoplasma jene irreversible, d. h. nicht mehr rückgängig zu machende Veränderung veranlassen, die als Gerinnung bezeichnet wird. Chemikalien, von denen wir annehmen, daß sie diese Wirkung auf das Protoplasma ausüben, ohne seine Struktur merklich zu verändern, spielen heute eine wichtige Rolle in der mikroskopischen Technik. Wir verwenden sie, um die Protoplasten zu fixieren, d. h. zu härten, und sie dann in diesem Zustande, ohne daß sie eine weitere Veränderung erfahren, untersuchen zu können. Am längsten ist zu diesem Zwecke möglichst starker Alkohol angewandt worden; doch stellt sich neuerdings heraus, daß er bestimmte Strukturen des Zytoplasmas zerstört, anderseits künstliche Gerinnsel in ihm veranlaßt, die dem Zustande im Leben nicht entsprechen. Als wesentlich günstiger erwiesen sich in dieser Beziehung 0,5- bis 1 prozentige Lösungen von Chromsäure und Osmiumsäure, und mehr noch deren Gemische, auch mit Zusatz, je nach Umständen ohne, von einigen Tropfen Essigsäure. Sowohl Alkohol als auch verdünnte Säuren gehören zu denjenigen Stoffen, denen die Plasmahaut den Durchgang nicht zu verwehren vermag. Sie dringen daher rasch in den Protoplasten ein, was dessen Fixierung fördert. Da Fixierungsmittel künstliche Gerinnungsbilder erzeugen können, die nicht präexistierten, ist kritische Arbeit auf diesem Gebiete stets erforderlich. Als besonders schwierig hat sich die Erforschung der Struktur des Zytoplasmas erwiesen, was mit dessen relativ flüssigem Zustande im Leben zusammenhängt. Viel bestimmtere und bei Anwendung verschiedener Fixierungsmittel stets gut übereinstimmende Bilder ergaben die Kerne, denen von Natur eine wesentlich festere Konsistenz zukommt. So sind wir denn zurzeit über den Bau der Kerne und die Veränderungen, die sie in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung durchmachen, besser unterrichtet, als über die Struktur, die dem Zytoplasma

vor seiner Fixierung schon zu eigen war. Da den Kernen die wichtigsten Aufgaben in den Protoplasten zufallen, der Einblick in ihren feineren Bau uns ungeahnte Gebiete der Forschung erschlossen hat, so dürfen wir uns im Grunde genommen darüber nicht beklagen, daß sie sich ihrer Erforschung williger fügten, als das Zytoplasma.

Lebende Protoplasten gewähren nur wenig Einblicke in jene feineren Bauverhältnisse, welche das fixierte Objekt offenbart. Es hängt das mit der übereinstimmenden Farblosigkeit und dem annähernd gleichen Lichtbrechungsvermögen aller der an ihrem Aufbau beteiligten Stoffe im lebenden Zustande zusammen. Die Fixierung steigert bereits die optischen Unterschiede, sie würde trotzdem die Aufgaben der Untersuchung nur in begrenzter Weise fördern, kämen nicht als wichtiges Hilfsmittel die jetzt üblichen Färbungsverfahren hinzu. Wie auch sonst leblose Eiweißkörper, speichern die durch die Fixierung getöteten Farbstoffe auf. Nicht alle tun es aber mit gleicher Begierde und halten den Farbstoff mit gleicher Kraft fest. Man kann bestimmte Farbstoffe daher benutzen, um das Präparat zu differenzieren, d. h. die einzelnen Teile gegen die anderen deutlich vortreten zu lassen. Dazu kommt, daß das fixierte Objekt sich, ohne anderweitige Veränderung, mit solchen Stoffen imprägnieren läßt, die sein Zerlegen in sehr dünne Lamellen ermöglichen. Man wählt zu diesem Zwecke meist Paraffin, das man verflüssigt, und mit dem man hierauf das Objekt sich langsam in der Wärme durchtränken läßt. Dann bringt man das Paraffin zum Erstarren und zerlegt es mit Hilfe äußerst genau arbeitender Schneideapparate, der Mikrotome, in Schnittserien, deren Dicke bis auf 0,001 mm zurückgehen kann. Wie entrückt erscheinen dann dem Forscher jene Zeiten, in welchen er sich damit begnügen mußte, Schnitte von kaum unter 0,1 mm Stärke, aus freier Hand, mit einem Rasiermesser ausgeführt zu haben! Die mit dem Mikrotom hergestellten Schnittbänder werden kunstgerecht auf Glastafeln befestigt, dann der Einwirkung von verschiedenen Farbstoffen ausgesetzt und schließlich in Kanadabalsam unter Deckglas aufbewahrt.

Färbung  
der Protoplasten.

Mikroskopische  
Technik.

Bei der Betrachtung jugendlicher, von Protoplasma noch ganz angefüllter Zellen lassen sich, unter besonders günstigen Beobachtungsbedingungen, schon im lebenden Zytoplasma, überaus zarte Fäden, Stäbchen und Körner innerhalb einer scheinbar homogenen Grundsubstanz unterscheiden. Jede nachteilige Einwirkung veranlaßt eine Vakuolisierung dieses Zytoplasmas. Entsprechende Fixierungen und Färbungen lassen die Fäden und Körner im Zytoplasma deutlich hervortreten. Man hat diese Gebilde als „Chondriosomen“ zusammengefaßt, und die eingehende Untersuchung ergab, daß tierische und pflanzliche, embryonale Zellen in dem Besitz dieser Chondriosomen übereinstimmen. Je nachdem sie sich als homogene Fäden, Körnerfäden oder getrennte Körner darstellen, hat man sie als Chondriokonten, Chondriomiten und Mitochondrien unterschieden\* (Fig. 4). Zur Zeit der Kernteilung, wenn es sich in erhöhter Tätigkeit befindet, zeigt sich das Zytoplasma zudem von noch andern Fäden durchsetzt, die ihr besonderes Färbungsvermögen kenntlich zu machen gestattet.

Struktur  
des Zytoplasmas.

Chondriosomen.



Protoplasma-  
strömung.

Vielfach fällt in den Zellen eines Präparates, das man sich aus einem in voller Lebenstätigkeit befindlichen Pflanzenteil, etwa einem Laubblatt, herstellte, eine deutliche Bewegung im Zytoplasma auf. Diese hätten wir auch in den Plasmodien der Schleimpilze, die uns schon mehrfach beschäftigt haben, nachweisen können. Die glashelle Grundsubstanz der Plasmodien ist zäher an ihrer Oberfläche, dünnflüssiger im Innern. Dort führt sie körnige Einschlüsse mannigfaltiger Art, darunter auch zahlreiche Kerne. Dieses dünnflüssigere Zytoplasma ist in Strömung begriffen. Die Ströme eilen dem Rande des Plasmodiums zu, etwa in Ausstülpungen, die dort gerade vorgestreckt werden, oder sie sind gegen das Innere gerichtet, während der Rand sich zurückzieht. Im allgemeinen wechseln diese beiden Richtungen der Strömung miteinander ab, wobei jede allmählich anhebt, ein Maximum ihrer Schnelligkeit erreicht, sich dann verlangsamt und schließlich aufhört, worauf die entgegengesetzte Bewegung einsetzt.

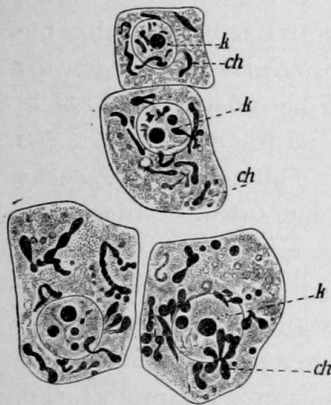


Fig. 4. Vier, der Stengelspitze eines Keimlings von *Asparagus officinalis* entnommene Zellen. *k* Kern, *ch* Chondriosomen. Nach G. LEWITSKY. Vergr. 1400.

Das Plasmodium zeigt also außer der mit Gestaltsveränderung verbundenen, kriechenden Bewegung, die uns früher schon auffiel, auch eine innere Strömung: ein so anziehendes Bild des Lebens, daß es den Beobachter stets von neuem fesselt! Es erschien von jeher sehr verlockend, dem Mechanismus dieser Bewegungen nachzuforschen, doch ihn aufzuklären, gelang nur in sehr beschränktem Maße. Selbstverständlich folgt auch diese zähflüssige Protoplasma-masse den physikalischen Gesetzen, welche die Materie beherrschen. Die Bewegung eines Plasmodiums läßt sich äußerlich mit dem Fließen eines zähen Flüssigkeitstropfens auf nicht benetzbarer Unterlage, für welches Oberflächenspannungen in Betracht kommen, vergleichen, doch

im Gegensatz zu leblosen Tropfen vermag das Protoplasma diese Spannungen nach Bedarf zu beeinflussen. Es fügt sich den äußeren Einwirkungen auch nicht passiv, wie eine tote Substanz, es verrichtet vielmehr als lebendiger Körper auch innere Arbeit, mit Hilfe der Energie, die es sich durch Oxydation organischer Nahrungsstoffe verschafft. Diese Kraft stellt es in den Dienst seiner Lebensfunktionen. Wie denn auch die Strömungen in seinem Innern für eine entsprechende Mischung und Verteilung der Nahrungsstoffe und deren Beförderung nach den Verbrauchsorten Sorge tragen, und die Ortsveränderung seiner ganzen Masse sich nach der wechselnden Anregung äußerer Reize richtet, um es nach den Orten passendster Beleuchtung, förderlichster Ernährung und geeignetstem Wassergehalt hinzuleiten. Zudem ändert noch das Plasmodium, je nach dem Reifezustand, den es erreichte, seine „Stimmung“ und sucht, um zu fruktifizieren, Orte auf, die es zuvor gemieden hätte.

Reizbarkeit.

In der Protoplasmaströmung, die eine Zelle innerhalb ihrer geschlossenen Wände aufweist, handelt es sich um dieselbe Erscheinung wie im Innern eines Plasmodiums. Ist das Zytoplasma einer solchen Zelle auf einen den Saft-raum

umhüllenden Belag beschränkt, so pflegt der Strom in breitem Bande ihrer Wand zu folgen, dieselbe Richtung, zum mindesten während der Beobachtungsdauer, einhaltend. Man nennt das Rotation. Kern und auch Chlorophyllkörner, wenn letztere vorhanden, werden durch den Strom mitgeführt. Anders bietet sich das Bild dar, wenn außer dem zytoplasmatischen Wandbelag auch Zytoplasmastränge vorhanden sind, die den Saft Raum durchsetzen. Dann sieht man die Ströme ihre Richtung wechseln, sowohl an der Wandung als auch in den Strängen. Sogar in einem dünnen Strange können gleichzeitig entgegengesetzte Ströme verlaufen. Die inneren Stränge ändern Gestalt und Lage und verlagern damit den Kern, der meist bei dieser Art der Protoplasmaverteilung sich zwischen ihnen aufgehängt zeigt. Eine solche Protoplasmaströmung wird als Zirkulation bezeichnet. Was aber für uns große Wichtigkeit erlangt, ist die Konstatierung der Tatsache, daß in allen behäuteten Zellen, welche Protoplasmaströmung zeigen, die Hautschicht des Protoplasten sich an dieser Bewegung nicht beteiligt. Dadurch wird die Ansicht, daß diese Hautschicht die Reizempfängerin am Protoplasten sei, ganz wesentlich gestützt. Denn wenn alle Teile des Protoplasten dauernd ihre Lage zu der Richtung der von außen auf sie einwirkenden Kräfte verändern würden, so müßten deren Wirkungen sich gegenseitig aufheben, und es könnte die Pflanze nicht in eine bestimmte, durch sie bedingte Stellung gelangen. Die Hautschicht ist äußerst dünn, daher der Nachweis, daß sie ruht, während das übrige Zytoplasma sich bewegt, nur mit Hilfe der Plasmolyse sich führen läßt. Wendet man zu diesem Zwecke Lösungen an, die dem Saft Raum zwar Wasser entziehen, den Protoplasten aber nicht schädigen, so hält während seiner beginnenden Kontraktion die Strömung in ihm noch an, und man stellt dann sicher fest, daß die Hautschicht sich an dieser Bewegung nicht beteiligt. Es gibt übrigens eine Gruppe grüner, algenähnlicher Pflanzen, die unsere Gewässer bewohnen, die Armleuchtergewächse oder *Characeen*, welche die Konstatierung dieser Tatsache auch ohne alle künstliche Behandlung zulassen. Diese Pflanzen sind noch so wenig zellig und daher durchscheinend, daß man sie direkt unter dem Mikroskop beobachten kann. Im besonderen ist dazu die Gattung *Nitella* geeignet, weil die langen Zellen, die ihre Astquirle als Internodien trennen, unberindet sind. Diese Zellen weisen einen besonders mächtigen Rotationsstrom des Protoplasmas auf, so auffällig, daß er selbst den frühesten, mit schlechten Instrumenten ausgestatteten Mikroskopikern nicht entgehen konnte. Der italienische Botaniker Bonaventura Corti beschrieb ihn schon im Jahre 1772. Da mit dieser Entdeckung sich damals noch nichts anfangen ließ, so hat man sie wieder vergessen; ihre Bedeutung gewann sie erst, als das Wesen des Protoplasmas erkannt wurde. In diesen Internodialzellen liegt nun der lehrreiche Fall vor, daß die Chlorophyllkörner durch den Strom nicht mitbewegt werden; sie bilden eine ruhende Schicht außerhalb des Stromes, und das ist nur möglich, weil sie dort eine Stütze an der ruhenden Hautschicht finden.

Verhalten  
der Hautschicht.

So wie wir dies für die inneren Strömungen der Plasmodien schon geäußert haben, wird auch die Protoplasmaabewegung in den behäuteten Zellen der höher

Nutzeffekt  
der Protoplasma-  
strömung.

organisierten Pflanzen zur Stoffmischung beitragen und den Stofftransport von Zelle zu Zelle fördern. Man hat festgestellt, daß bei der Vallisnerie (*Vallisneria spiralis*) und der Wasserpest (*Helodea canadensis*, Rich.), zwei Wasserpflanzen, die sich zu solchen Versuchen sehr eignen, der Transport bestimmter Salzlösungen mit Hilfe der Protoplasmaströmung sich drei bis viermal so rasch vollzieht, wie durch einfache Diffusion. Freilich steht für eben diese beiden Pflanzen andererseits auch fest, daß sie in unversehrten Geweben von einer Protoplasmaströmung kaum etwas erkennen lassen. Erst die Verwundung hat eine solche Steigerung der Strömungsvorgänge zur Folge. Diese sind dann der sichtbare Ausdruck der erhöhten Tätigkeit, welche die Verwundung in den Protoplasten auslöste, und die sich auch in erhöhter Atmung äußert. Dadurch soll der Heilungsprozeß gefördert werden. Schneidet man in lebenskräftige, pflanzliche Gewebe hinein, so findet man meist, daß sich Zytoplasma und Kerne an den Wänden sammeln, die der Wundfläche zugekehrt sind. In den Fäden der *Spirogyra*, einer Süßwasseralge, deren Zellen man leicht in Teilung antrifft, sieht man zarte, mit feinkörnigen Reservestoffen beladene Protoplasmaströme den Orten zueilen, wo Baumaterialien zur Anlage neuer Zellwände erforderlich sind. Einseitige Licht- und Schwerkraftreize können auch Umlagerungen in den Protoplasten veranlassen, die zu den Tätigkeiten, die dann eingeleitet werden sollen, in Beziehung stehen. So reagiert denn der Protoplast überall in einer Eigenart, die ihn als lebendigen Körper kennzeichnet, er reagiert in einer Weise, welche die Erhaltung seines Lebens fördert. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erworbene, erblich fixierte Eigenschaften sind es, welche das spezifische Wesen seines Verhaltens bestimmen.

An den Plasmodien der Myxomyceten, die uns so auffällige Einblicke in die Bewegungsfähigkeit einer lebendigen Substanz gewährten, ruft Wasserverlust einen Zustand hervor, der äußerlich ganz dem Tode gleicht. Das Plasmodium wird zunächst dickflüssiger und träger, beginnt dann sich zusammenzuballen und knollige Körper zu bilden, denen ihre gefurchte Oberfläche das Aussehen kleiner, tierischer Gehirne verleiht. Schließlich wird die ganze Masse wachsartig zäh und läßt sich mit dem Messer schneiden. Sie stellt einen Ruhezustand der Plasmodien dar, den man als Sklerotium bezeichnet. In diesem Zustande führt das Plasmodium ein sogenanntes „latentes“ Leben, das man auch als Scheintod oder „Anabiose“ bezeichnet hat. Das Sklerotium hat aufgehört zu atmen, und man müßte es wirklich für tot halten, ließe es sich nicht durch Wasserzusatz zum Leben zurückerwecken. Da beginnt es nach einiger Zeit wieder Fortsätze vorzustrecken und kehrt zu dem früheren, beweglichen Zustand zurück. Man hat Sklerotien von *Fuligo septica*, jenem Schleimpilze, der die gelben Plasmodien auf der Gerberlohe, die sogenannte „Lohblüte“, bildet, monatelang trocken aufbewahrt, ohne daß sie ihre Lebensfähigkeit einbüßten. Unbegrenzt hält diese Fähigkeit aber nicht an, und dann ist das Sklerotium wirklich tot, ohne daß der Unterschied gegen früher sich in irgend welcher sichtbaren Form geäußert hätte.

In Wirklichkeit stellen auch zahlreiche Flechten und Moose, die auf Felsen, Mauern oder Dächern wachsen und dort zeitweise völlig austrocknen, um bei



jeder Befeuchtung wieder aufzuleben, eine Art Sklerotien dar. Das gleiche gilt im Prinzip von den Samen selbst der höchst organisierten Gewächse, die unter Umständen sehr lange Ruhezeiten durchzumachen vermögen. An manchen dieser Samen war, nachdem man sie künstlich ganz wasserfrei gemacht hatte, weder irgend ein Verbrauch von Sauerstoff noch Kohlensäurebildung nachzuweisen, und doch blieben sie keimfähig. Das Aussetzen der Atmung, das den Pflanzen, von welchen diese Samen stammten, den baldigen Tod gebracht hätte, wurde also von den trockenen Protoplasten ihrer Samen ohne Nachteil ertragen. Dünne Schnitte, die man sich aus einer trockenen Erbse herstellt, zeigen unter dem Mikroskop den Inhalt aller Zellen wie erstarrt. In einer gequollenen Erbse haben die Protoplasten ihr lebendiges Aussehen bald wieder zurückerlangt. Das latente Leben vermag in manchen Samen sich dezennienlang zu erhalten, eine Fabel hingegen ist es, daß man Weizenkörner aus ägyptischen Mumiengräbern zur Keimung gebracht habe. Andererseits gilt es als gesichert, daß Samenkörner der Lotospflanze (*Nelumbium speciosum*), die in wohlverschlossenen Kästchen im British Museum in London aufbewahrt worden waren, nach mehr denn 150 Jahren zum Teil noch keimten. — Die meisten Samen unserer Gewächse verlieren freilich ihre Keimfähigkeit nach verhältnismäßig kurzer Zeit, es gibt darunter sogar solche, die das Austrocknen überhaupt nicht vertragen.

Das strömende Zytoplasma stellt eine zähflüssige, kolloidale Masse dar, die zu 75 % und mehr aus Wasser aufgebaut ist. Daß aber an die halbflüssige Beschaffenheit nicht das Wesen des Protoplasmas gebunden ist, das zeigen die Fälle, wo dieses Protoplasma, in voller Ausübung seiner Lebensfunktionen, eine andere Konsistenz zeigt. Im Aufbau der Kerne weist es schon eine viel größere Dichte auf; um die Geißeln von Schwärmosporen oder Spermatozoiden zu bilden, wird es fast zu einem festen Körper. Konsistenz  
des Protoplasmas.

Im lebenden Kern (*nucleus*) der Zelle erkennt man wenig Struktur; nur die Kernkörperchen (*nucleoli*) treten als stärker lichtbrechende Kügelchen meist deutlicher in ihm hervor. In embryonalen Zellen hat der Kern annähernd kuglige Gestalt; in älteren, mit Saftraum versehenen Zellen flacht er sich meistens scheibenförmig ab; in Zellen, die bedeutend in die Länge wachsen, folgt er auch wohl der Streckung, nimmt unter Umständen selbst Spindelform an. In vereinzelt Fällen ist er verzweigt. — An fixierten und entsprechend gefärbten Präparaten stellt man fest, daß solchen Kernen, die noch in voller Lebenstätigkeit stehen und vermehrungsfähig sind, der Bau eines wabig-netzartigen Gerüstwerks zukommt. Die Substanz, aus welcher die Fäden dieses Gerüstwerks bestehen, nimmt Kernfarbstoffe nur wenig auf. Sie wird als „Linin“ bezeichnet, im Gegensatz zu den stark färbbaren Körnchen, die ihr eingebettet sind, und die auf Grund dieses Verhaltens den Namen „Chromatin“ erhielten. Die Kernkörperchen liegen innerhalb der Maschen des Gerüstwerks. Dieses als Ganzes nimmt einen Hohlraum ein, der mit sogenanntem „Kernsaft“ erfüllt und mit einer „Kernmembran“, die in Wirklichkeit eine Vakuolenwandung, umgeben ist. Mit dieser schließt sich das angrenzende Zytoplasma gegen die Kernhöhle ab. Der Bau des  
ruhenden Kerns

Höher organisierte Pflanzen und Tiere stimmen darin überein, daß ihre Protoplasten einkernig sind. Die phylogenetische Entwicklung führte in beiden organischen Reichen schon frühzeitig zu diesem übereinstimmenden Ergebnis. An den unteren Grenzen der beiden organischen Reiche sind hingegen Vielkernigkeit mehrkernige und sogar vielkernige Protoplasten nicht selten. Sie stellen bei den Pilzen eine häufige Erscheinung dar und kommen auch bei den Algen vielfach vor. Eine grüne Alge, die in unseren Gewässern weitverbreitet ist, und deren buschig verzweigte, an irgend einer Unterlage festsitzende Fäden durch den Strom hin und her bewegt werden, die Gattung *Cladophora*, besitzt in jeder ihrer langen Zellen wohl an hundert Kerne, die gleichmäßig in dem Zytoplasma verteilt sind. In einer anderen, sehr verbreiteten Süßwasseralge, deren Körper einen sattgrünen, gabelig verzweigten Schlauch bildet, der *Vaucheria*, könnte man Tausende von Kernen zählen, ungeachtet sie einzellig ist.

Chlorophyllkörper.

Nur die oberirdischen Teile einer höher organisierten Landpflanze, und an dieser nur die außen gelegenen Gewebe, sind grün gefärbt. Das ist auch ganz begreiflich, da die grünen Gewebe ihre Aufgabe nur im Licht erfüllen können, und dieses eine bestimmte Intensität dazu besitzen muß. In allen höher organisierten Pflanzen ist der grüne Farbstoff an protoplasmatische Gebilde von etwas abgeflachter Körnerform gebunden, während bei den niederen Algen diese Gebilde auch andere Gestalten, wie beispielsweise die von Bändern, Sternen oder Platten besitzen können. Holt man sich ein Glas voll grüner Algenfäden aus einem Teich und betrachtet sie unter dem Mikroskop, so wird man solche besonders gestaltete Chlorophyllkörper sicherlich zu sehen bekommen. Für die in unseren süßen Gewässern mit am häufigsten vorkommende Algengattung *Spirogyra* ist die Ausbildung der Chlorophyllkörper in Form von Bändern so bezeichnend, daß man diese Gattung unschwer daran erkennt. Die grünen Bänder sind, je nach der Spezies von *Spirogyra*, die man vor Augen hat, in Ein- oder Mehrzahl in jeder Zelle vertreten. Die Zellen folgen, einen Faden bildend, in einfacher Reihe aufeinander. Ihre Chlorophyllbänder verlaufen schraubenförmig innerhalb des zytoplasmatischen Belags der Seitenwände. — Im weiteren Fortschritt der phylogenetischen Entwicklung haben die Pflanzen ihren Chlorophyllapparat endgültig in einzelne Körner zerlegt. Das hat sich augenscheinlich am besten bewährt, weil es, wie G. Senn zeigte, jedem Chlorophyllkorn gestattet, sich innerhalb seiner Zelle mit einer gewissen Selbständigkeit auf das ihm am besten zusagende Licht einzustellen.

Farbstoffe der Chlorophyllkörper.

Bei der grundlegenden Bedeutung, die der Arbeit zukommt, die von der grünen Pflanzenzelle geleistet wird, konnte es nicht an Bemühungen fehlen, tiefer in ihr Wesen einzudringen. Veröffentlichungen über den grünen Farbstoff, der die Chlorophyllkörper tingiert, füllen an sich schon Bände. Die Ausdehnung, welche diese Untersuchungen gewannen, spricht beredt für die Schwierigkeiten, mit denen sie zu kämpfen hatten. Die Chemie des Chlorophylls kann noch nicht als abgeschlossen gelten, sie darf sich aber bereits sehr großer Erfolge

rühmen. Es handelt sich dabei um chemische Probleme, denen nur der Eingeweihte folgen kann. Die Ergebnisse der Untersuchung würden sich jetzt aber dahin zusammenfassen lassen, daß die Chlorophylline hochmolekulare, kohlenstoff-, sauerstoff-, wasserstoff-, stickstoff- und magnesiumhaltige Verbindungen darstellen, die mit einem Alkohol verestert sind und Pyrrolkerne enthalten.\* Für den Nichtchemiker will diese Definition nicht viel sagen, sie soll ihm nur zeigen, um was für komplizierte Dinge es sich hierbei handelt. Es muß der Pflanze Eisen dargeboten werden, damit sie Chlorophyll bilde, doch ist in diesem Farbstoff Eisen selbst nicht vertreten. Für uns ist es wichtig, vor allem hervorzuheben, daß die Chlorophyllkörper ihre grüne Färbung nicht einem einzigen Farbstoff verdanken. Übergießt man grüne Pflanzenteile mit sehr starkem, am besten absolutem Alkohol, so hat dieser alsbald eine schöne, grüne Färbung angenommen. Die erhaltene Lösung ist smaragdgrün, wenn man sie zwischen Lichtquelle und Auge hält, sie erscheint blutrot, wenn man sie gegen eine dunkle Unterlage betrachtet. Dieses eigenartige, optische Verhalten dankt die Chlorophylllösung einer Eigenschaft, welche die Physiker als „Fluoreszenz“ bezeichnen. Daß der alkoholische Auszug nicht einen einheitlichen Farbstoff in Lösung führt, davon überzeugt man sich durch einen sehr einfachen Versuch. Taucht man nämlich einen herabhängenden Fließpapierstreifen mit seinem unteren Ende in die grüne Lösung, so färbt er sich dort alsbald grün, weiter hinauf aber gelb. Der grüne, alkoholische Auszug wird als Rohchlorophyll bezeichnet. Auch mit Äther, Petroläther oder fetten Ölen kann man sich solche Rohchlorophylllösungen herstellen. Es steht heute fest, daß die Chlorophyllkörper eine Mehrzahl nächst verwandter, grüner Chlorophylline in Mischung führen. Auch der gelbe Bestandteil des Chlorophyllkörpers ist nicht einheitlich, man hat in ihm vielmehr Xanthophylle und Karotine (oder Karotinoide, wie man sie jetzt nennen möchte) zu unterscheiden. Die Xanthophylle sind reingelb, die Karotinoide orangerot wie das Karotin der Möhre, d. h. Karotte, nach der dieser Kohlenwasserstoff den Namen führt. Interessant ist die chemische Verwandtschaft, die sich zwischen den Chlorophyllinen und dem Hämatin, d. h. dem roten Blutfarbstoff hat nachweisen lassen, in dessen Aufbau, im Gegensatz zum Chlorophyll, Eisen eingeht. Die physiologischen Aufgaben, die dem Chlorophyll im Körper der Pflanzen und dem Hämatin im Körper von Wirbeltieren zufallen, sind zudem durchaus verschieden. Man hat auch die Frage aufgeworfen, ob die Tiere ihr, das Hämatin enthaltende, Hämoglobin nicht aus den Zersetzungsprodukten des mit der Pflanzennahrung aufgenommenen Chlorophylls aufbauen.

Fluoreszenz

Chlorophylline,  
Xanthophylle und  
Karotine.

Die grünen Pigmente sind es allein, denen eine Rolle bei der Arbeit zufällt, welche die Chlorophyllkörper mit Hilfe des Sonnenlichtes in der Pflanze leisten; bei alledem beträgt ihre Menge in intensiv grün gefärbten Laubblättern nur 0,5 bis 1 % von deren Trockensubstanz. Die gelben Pigmente sind an der spezifischen Arbeit der Chlorophyllkörper nicht beteiligt. Wäre dem anders, so müßten auch gelbe Blumenblätter, die zumeist dieselben Xanthophylle wie die Laubblätter führen, zu den gleichen Leistungen wie sie befähigt sein, was

Die Rolle  
der  
Chlorophyll-  
pigmente.



Die  
photochemische  
Synthese außer-  
halb der Pflanze.

nicht zutrifft. Auch das Chlorophyll bedarf aber, um sich zu betätigen, der lebendigen, protoplasmatischen Unterlage des Chlorophyllkörpers. Man hielt es bisher für das Wahrscheinlichste, anzunehmen, daß das Chlorophyll, dieser lebendigen Unterlage gegenüber, die Rolle eines Sensibilisators spielt, ähnlich jener von Eosin oder anderen Anilinfarben in den orthochromatischen, photographischen Platten. Durch Zusatz dieser Farbstoffe macht man die gebräuchlichen, bromsilberhaltigen, photographischen Platten für Lichtstrahlen empfindlich, die sonst nicht auf sie wirken. So sollte auch das Verhältnis des Chlorophylls zu seinem protoplasmatischen Träger sein. Die Fortschritte der Chlorophyllchemie eröffnen jetzt aber auch andere Möglichkeiten, sich die Rolle, die dem Chlorophyll in der lebendigen Unterlage zufällt, vorzustellen. Seitdem der Magnesiumgehalt des Chlorophylls sichersteht, wird man nämlich dahin geführt, Vergleiche zwischen ihm und gewissen metallorganischen Magnesiumverbindungen, mit deren Hilfe sich leicht organische Synthesen durchführen lassen, anzustellen. Solche Dienste könnte das magnesiumhaltige Chlorophyllin im Chlorophyllkorn leisten. — Man hat sich vielfach bemüht, die photochemische Synthese der Kohlenhydrate, also jenes Ergebnis, zu welchem die Lichtarbeit des Chlorophyllapparates in der lebendigen Pflanze führt, mit und ohne Hilfe von Chlorophylllösungen, außerhalb des Pflanzenkörpers zu erreichen.\* So gelang es durch Verwendung stiller elektrischer Entladungen, bei welchen ultraviolette Strahlen auftreten, als Energiequelle, Kohlensäure und Wasser zu Formaldehyd zu vereinigen, und durch Polymerisation des Formaldehyds mittels Alkali Kohlenhydrate sich aufbauen zu lassen. Doch über die Mittel, deren sich die Pflanze bei der Photosynthese bedient, vermögen wir noch immer keine sicheren Angaben zu machen.

Bau der Chloro-  
phyllkörner.

Die photochemi-  
sche Synthese in  
der Pflanze.

Bildung  
der Stärke.

Die Chlorophyllkörner lassen bei sehr starker Vergrößerung meist einen porösen Bau erkennen, und dann stellte man auch fest, daß es ihre Poren sind, die den grünen Inhalt führen. Zudem sieht man bei der großen Mehrzahl der höher organisierten Pflanzen noch größere, farblose Einschlüsse in den Chlorophyllkörnern. Es sind das Stärkekörner, die uns schon früher in ihnen auffielen. Sie stellen das erste geformte Produkt jener photochemischen Synthese dar, bei welcher der Chlorophyllapparat der Pflanzen, unter Verwendung der Energie der Sonnenstrahlen, aus Kohlensäure und Wasser, unter Abspaltung von Sauerstoff, Kohlenhydrate produziert. Man hält es heute für das Wahrscheinlichste, anzunehmen, daß bei diesem Vorgang Formaldehyd entsteht, der zu Zucker polymerisiert wird. Formaldehyd ist freilich eine für lebende Wesen sehr giftige Substanz, von der V. Grafe aber neuerdings zeigen konnte, daß sie von den grünen Pflanzenteilen, selbst in bedeutenderen Mengen, vertragen wird. Entsteht mehr Zucker, als gleichzeitig abgeleitet werden kann, bzw. steigt die Konzentration der Zuckerlösung in der ihn produzierenden Zelle über ein bestimmtes Maß hinaus, so wird ein Teil von ihm in Stärke verwandelt. Dazu müssen mehrere Zuckermoleküle zusammentreten, um die hochmolekulare Stärke zu bilden, was unter Wasseraustritt geschieht. Verschiedene monokotyle Gewächse lassen es bei der Zuckerbildung bewenden; bei ihnen würden wir daher

keine Stärke in Chlorophyllkörnern vorfinden. Doch auch bei den Pflanzen, die dort Stärke erzeugen, wird diese, wenn der Gehalt an Zucker in der Zelle sinkt, in solchen wieder zurückverwandelt, was durch den Einfluß von Enzymen, unter Wasseraufnahme, d. h. Hydrolyse, geschieht. Daher die Stärke zur Nachtzeit, während welcher die Kohlensäureassimilation stillesteht, die Pflanze somit neuen Zucker nicht hinzubildet, aus den Chlorophyllkörnern schwindet. Um Stärke in den Chlorophyllkörnern anzutreffen, dürfen wir also unsere Beobachtung nicht zu früh am Morgen anstellen, müssen der Pflanze vielmehr Zeit für Neuerzeugung von Stärke lassen. Wintergrüne Gewächse sind zur Winterzeit, nach Lidforß, zuckerreich, doch stärkefrei. Sie erhöhen dadurch ihren Turgor, wodurch die Gefahr des Verwelkens vermindert wird und ziehen daraus auch den weiteren Vorteil, daß der Gefrierpunkt ihres Zellsaftes sinkt.

Die Trockensubstanz einer grünen Landpflanze besteht aus etwa 45% Kohlenstoff, 42% Sauerstoff, 6,5% Wasserstoff, 1,5% Stickstoff und 5% Aschenbestandteilen. Mehr als 90% ihrer Trockensubstanz hat der Chlorophyllapparat dieser Pflanze aus der Kohlensäure der Luft und aus dem Wasser des Bodens hergestellt. Durch die Ansammlung der in dem Chlorophyllapparat der grünen Pflanze erzeugten Kohlenhydrate, wird eine entsprechende Ansammlung von potentieller Energie in ihr bewirkt.

Mit der Behauptung, daß die Kohlenstoffassimilation bei unseren Landpflanzen an das Vorhandensein von Chlorophyll gebunden sei, scheint es im Widerspruch zu stehen, daß es so viele Kräuter gibt, die wir zu Teppichbeeten in unseren Gärten verwenden, so manche Sträucher und Bäume, die wir in unseren Anlagen ziehen, deren Laub nicht grün, sondern rot ist. Dessenungeachtet gedeihen diese Pflanzen ersichtlich und nehmen an Größe zu, müssen somit in der Lage sein, sich so wie andre Pflanzen, die grün sind, zu ernähren. In Wirklichkeit rührt das daher, daß auch diese blutfarbigen Gewächse Chlorophyllkörner in ihren Blättern führen, und daß ihre grüne Farbe nur durch den rot gefärbten Zellsaft einer äußersten Gewebeschicht verdeckt ist. Das Grün des Chlorophylls kombiniert sich mit dem Rot des Zellsaftes zu jenem Rotbraun, das diesen Pflanzen die Bezeichnung von Blutpflanzen verschaffte, wie uns das für „Blutbuchen“ besonders geläufig ist.

Rotgefärbte  
Landpflanzen.

Doch wird man sich weiter an solche Gewächse des Meeres erinnern, deren gesamter Körper eine andere Farbe als Grün aufweist. Es handelt sich dabei um die mannigfaltig ausgestatteten Seealgen, Gewächse, die in der äußeren Gliederung ihres Körpers zum Teil auffällig an hoch organisierte Landpflanzen erinnern. Besonders an den Ufern des Mittelmeeres, das nur sehr schwache Ebbe und Flut hat, dürfte es jedem Beobachter auffallen, daß die Vegetation der flachen Stellen fast durchweg grün ist. Nach einem Sturme wird der Strand aber auch von braunen und roten Algen bedeckt sein, die größerer Tiefe entstammen. Statt grüner Körner in ihrem Innern werden die Zellen solcher Algen unter dem Mikroskop braun und rot gefärbte zeigen. Diese anders tingierten Körner verrichten in ihnen aber dieselbe Arbeit, wie anderswo die grünen. Sie danken aber auch tatsächlich ihre Färbung Pigmenten, die mit dem Chlorophyll

Rot- und  
braungefärbte  
Seealgen.



nächstverwandt sind. Es ist noch nicht für alle in Betracht kommenden Fälle entschieden, ob es sich um ein Gemisch von Chlorophyll mit anderen Farbstoffen oder einen einheitlichen Farbstoff bei ihnen handelt, einen Farbstoff, der aber leicht Chlorophyll abspaltet. Man braucht in der Tat rote Meeresalgen nur in Süßwasser zu übertragen, damit dieses sich rot färbt, die Algen selbst aber grün werden. Den schönen Farbstoff, der sich solchermaßen den roten Meeresalgen abgewinnen läßt, hat man Phykoerythrin genannt. Er ist im durchfallenden Lichte rosenrot und im auffallenden orangerot. Es kommt ihm somit, wie dem Chlorophyll, die sonst nicht eben häufige Eigenschaft der Fluoreszenz zu. Auch die Farbe der braunen Meeresalgen führen die einen auf einen einheitlichen Farbstoff, das Phaeophyll, andere auf ein Gemisch grüner, rotbrauner und gelber Farbstoffe zurück. Tötet man solche braune Algen mit siedendem Wasser, so werden sie grün. — Wir sahen in den oberen Schichten des Meeres die grüne Farbe bei den Algen vorherrschen und fanden das nicht eben auffällig, weil dort ganz ähnliche Beleuchtungsverhältnisse wie auf dem festen Lande herrschen. In dem Maße, als das weiße Tageslicht tiefer ins Wasser dringt, muß es dort eine Änderung in seiner Zusammensetzung erfahren. Denn die Strahlen verschiedener Wellenlängen, aus denen es zusammengesetzt ist, werden vom Wasser ungleich rasch verschluckt. Schon in geringen Tiefen fehlen jene Strahlen in der Beleuchtung, die auf unser Auge den Eindruck von Rot machen. Dann schwindet Gelb, dann Grün; am tiefsten vermögen die blauen Strahlen vorzudringen. Th. W. Engelmann\* suchte nun zu begründen, daß die Abweichungen, welche die Meeresalgen in ihren Färbungen von den Landpflanzen zeigen, bedingt seien durch die Verhältnisse der Beleuchtung, unter denen sie leben. Um das Licht, von dem sie erreicht werden, am besten für die Arbeit der Kohlenstoffassimilation ausnutzen zu können, müßte ihre eigene Färbung die Komplementärfarbe zu jener der Umgebung sein. Dagegen hat man nun manchen Einwand geltend gemacht, vor allem hervorgehoben, daß vielfach rote Meeresalgen auch in geringer Tiefe zwischen grünen anzutreffen sind. Die Anhänger der Engelmannschen Auffassung suchen aber diesen Einwand, so wie andere, dadurch zu entkräften, daß sie geltend machen, die Zusammensetzung des umgebenden Lichtes sei die phylogenetische Veranlassung der gegebenen Algenfarbe gewesen, was aber nicht ausschließe, daß eine so gefärbte Alge dann auch in einem ihr weniger zusagenden Lichte zu existieren imstande sei. Den Nachteil, der ihr dort aus ihrer Färbung erwachse, könnten andere günstige Bedingungen der Umgebung mehr oder weniger ausgleichen. Ja, Ernst Stahl möchte die Engelmannschen Deutungen auch auf die Landpflanzen ausdehnen. Deren grüne Farbe sei auch als Anpassung an die auf unserem Erdball herrschenden Beleuchtungsverhältnisse aufzufassen, als Anpassung an das bei seinem Gang durch die Atmosphäre und ihre Einschlüsse modifizierte Sonnenlicht. Die Laubblätter unserer Landpflanzen erscheinen uns grün, weil der größte Teil von Rot, sodann Orange, Blau und Violett, durch den Farbstoff ihrer Chlorophyllkörner verschluckt werden, die grünen Strahlen hingegen nicht. Die grünen Strahlen sind aber jene, die in unserem Tageslicht am schwächsten vertreten

Phykoerythrin.

Fluoreszenz.

Phaeophyll.

Komplementär-  
färbung der See-  
algen.Das Grün der  
Landpflanzen als  
Anpassung.

sind. Im direkten Sonnenlicht, das die Landpflanzen trifft, herrschen die roten und gelben Strahlen vor, im zerstreuten Tageslichte die blauen und violetten; dagegen treten die von der Atmosphäre absorbierten ultraroten und die grünen Strahlen merklich zurück. Noch weiter würde die Anpassung reichen, wenn die Pflanze auch die grünen Strahlen verschlucken möchte und demgemäß eine graue Farbe besäße. Doch dann wäre, wie Ernst Stahl des näheren ausführte, ihr Körper, bei intensiver Bestrahlung, zu sehr der Gefahr der Versengung ausgesetzt. Im direkten Sonnenlichte verwertet tatsächlich ein grüner Pflanzenteil nur einen Bruchteil der auffallenden Energie für die Arbeit der Kohlenensäureassimilation, in bestimmten Fällen bloß etwa 0,5%.

Die schönen Laubfärbungen der Holzgewächse, die unserer Landschaft im Spätherbst einen so hohen Reiz verleihen, rühren von Veränderungen her, die sich in den Geweben der Blätter vollziehen, wenn sie am Ende ihrer Lebensaufgabe stehen. Ihre Chlorophyllkörner werden dann desorganisiert, und was an ihren Abbauprodukten sowie sonstigen Bestandteilen der Protoplasten für den fortlebenden Pflanzenkörper Wert hat, wird nach diesem abgeleitet. In den schließlich nur noch mit vorwiegend wässrigem Inhalt erfüllten Zellräumen sieht man einige Öltröpfchen und Kristalle, außerdem gelbe, stark lichtbrechende Kugeln. Das Laub erscheint dann gelb, in satten, oft schon aus weiter Ferne leuchtenden Tönen. Andere Gewächse treten uns mit roten Herbstfärbungen entgegen, dies vornehmlich dann, wenn der Zuckergehalt ihrer Blätter verhältnismäßig groß war. Der Saft in den Zellen nimmt unter solchen Umständen eine rote Färbung an. Bei starker Insolation werden die Herbsttöne des Laubes besonders kräftig. Wunderbar ist das Bild, das sich um jene Zeit im Hochgebirge dem Wanderer offenbart. Das leuchtende Gelb, das brennende Rot und das rot-schimmernde Braun des Laubes an den Sträuchern ersetzen ihm jetzt die fehlenden Blüten. — Nicht um eine Farbenänderung des abzuwerfenden Laubes handelt es sich hingegen bei solchen Nadelhölzern, deren Blätter in unseren Gärten im Winter sich bräunen. Im Frühjahr sieht man die nämlichen Blätter wieder ergrünen. Ihr Chlorophyll hatte zeitweise, wohl um sich besser gegen den Einfluß des Lichtes während der winterlichen Ruhezeit zu schützen, diese Veränderung erfahren, um hierauf seine ursprüngliche Farbe wieder anzunehmen. Anders das Braunwerden absterbender Laubblätter, das eine Zersetzungserscheinung ist, bei welcher braune, wasserlösliche Farbstoffe auftreten.

Die Chlorophyllkörper der grünen Pflanzen, sowie die ihnen entsprechenden, der Kohlenstoffassimilation ebenfalls dienenden, anders gefärbten Gebilde, die uns bei Seealgen entgegentraten, stellen nur ein bestimmtes Endglied der Entwicklung vor, welche die Chromatophoren der Pflanzen einschlagen können. Unter dem Begriff Chromatophoren faßt man alle die als Chloro-, Chromo- und Leukoplasten bezeichneten Formelemente pflanzlicher Zellen zusammen. Ihren Ursprung finden diese Gebilde, nach den Ergebnissen der neuesten Forschung, in jenen winzigen Anlagen, die wir bereits als Chondriosomen innerhalb der embryonalen Zellen kennen gelernt haben.\* Die hantelförmigen Gestalten, die sich unter ihnen einstellen (Fig. 4), sind Teilungszustände, die mit

Herbstfärbung  
des Laubes.

Chromatophoren.

einer Trennung der angeschwollenen Enden abgeschlossen werden. Aus diesen Anlagen gehen in älteren, vom Licht betroffenen Zellen, sofern die sich an der Arbeit der Kohlenstoffassimilation beteiligen sollen, die verschieden aus-  
**Chloroplasten.** stalteten Chlorophyllkörper, d. h. die Chloroplasten, hervor. In Blumenblättern und Früchten mit einer bestimmten, von der grünen abweichenden Färbung  
**Chromoplasten.** haben sich diese Anlagen zu Chromoplasten ausgebildet. Sie erscheinen gelb oder orange und verdanken diese Färbung ganz ähnlichen Pigmenten, wie es jene sind, die den gelben Bestandteil der Chloroplasten ausmachen. Chlorophylline erzeugen sie nicht. Sie bedürfen ihrer nicht für ihre Aufgabe, die nur darin bestehen soll, die Sichtbarkeit der betreffenden Pflanzenteile zu erhöhen. Das tun sie entweder für sich allein oder in Verbindung mit Farbstoffen, die der Zellsaft in Lösung enthält. Diese Chromoplasten können Körnerform haben, in ihrer Gestalt aber auch mehr oder weniger den Kristallen gleichen. Letzteres geschieht dann, wenn ein Teil des Eiweißes, das an dem Aufbau ihres protoplasmatischen Körpers beteiligt ist, oder des Farbstoffes, der sie tingiert, auskristallisiert. Die Blütenfarben dienen zur Anlockung der Insekten, welche den Honig in den Blüten sammeln und zugleich unbewußt deren Bestäubung vermitteln. Gefärbte Früchte fallen Tieren schon aus der Ferne auf, werden von ihnen verzehrt, und die Samen, soweit sie dabei unversehrt bleiben und den Körper des Tieres unbeschädigt verlassen, verbreitet. Man hat festgestellt, daß Vögel die Samen verzehrter Früchte nicht selten schon nach fünf Minuten wieder ausbrechen, und daß solche Samen auch nicht mehr als eine halbe bis anderthalbe Stunde in deren Darm verweilen. Für manche Samen ist nachgewiesen, daß diese durch Passage des Darmkanals von Vögeln und Säugern an Keimfähigkeit gewinnen. Die Färbung der Früchte pflegt sich erst dann einzustellen, wenn ihre Samen reifen, dann auch erst werden sie schmackhaft. Im Innern des Pflanzenkörpers, dort wo das Licht sie nicht erreicht, Stärke aber als Reservestoff depo-  
**Leukoplasten.** niert werden soll, bilden sich die Anlagen der Chromatophoren zu Leukoplasten aus. Wie der Name es schon verrät, bleiben die Leukoplasten ungefärbt. Sie zeigen kugelige, scheibenförmige oder elliptische Gestalten, werden in ihrem Aussehen unter Umständen auch durch auskristallisierendes Eiweiß beeinflußt. Es fällt ihnen in den Reservestoffbehältern die Aufgabe zu, aus der Zuckerlösung, die ihnen zugeführt wird, Stärkekörner zu bilden. In ihrem Innern werden diese als winzige Gebilde angelegt, die weiter wachsen und bei manchen Pflanzen so ansehnliche Größe erreichen, daß man sie als weiße Punkte mit dem bloßen Auge schon unterscheiden kann. Den Nachweis ihrer Verwandtschaft mit den Chloroplasten vermögen selbst die Leukoplasten der ausgeprägtesten Reservestoffbehälter unter Umständen noch zu erbringen. Eine Kartoffelknolle, die man längere Zeit der Wirkung des Tageslichtes aussetzt, ergrünt an der beleuchteten Seite. Man kann dann feststellen, daß es dort die Leukoplasten der peripheren Zellschichten sind, die sich grün gefärbt haben, die zugleich auch porös wurden, in einem Worte, den Charakter von Chlorophyllkörnern annehmen.

**Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung.** Die Chlorophyllkörner können auch nach ihrer Fertigstellung fortfahren, sich durch Zweiteilung zu vermehren. Das Korn nimmt an Länge zu, schnürt



sich in der Mitte ein und wird schließlich in zwei gleich große Körner zerlegt. In dem Laube immergrüner Gewächse, kann dieser Vorgang über mehrere Vegetationsperioden sich erstrecken und die grüne Färbung der Blätter dadurch verstärken.

Wir haben schon darauf hingewiesen, daß der Kohlenstoff wie vorbestimmt war, den Grundstoff des Lebens zu bilden. Denn er ist zu einer besonders großen Zahl von Verbindungen befähigt. Diese stellen chemische Körper von außerordentlicher Mannigfaltigkeit dar, die zudem mehr oder weniger leicht ineinander übergehen. Das gibt der lebenden Pflanze die Möglichkeit, von einigen wenigen Stoffen ausgehend, überaus zahlreiche Körper aufzubauen, die entsprechend ihrer chemischen Verschiedenheit auch durch besondere physikalische Eigenschaften sich auszeichnen.

Die Mannigfaltigkeit der Kohlenstoffverbindungen.

Dazu verwendet die Pflanze, und in weiterer Instanz auch das Tier, nur die von der Pflanze erzeugten, daher als organische bezeichneten Kohlenstoffverbindungen, welche, um es allgemeinverständlich auszudrücken, „verbrannt“ werden können, also einen Energievorrat darstellen. Das ist bei den „anorganischen“ Kohlenstoffverbindungen nicht der Fall, womit ein physiologisch grundsätzlicher Unterschied zwischen ihnen bedingt wird.

Organische und anorganische Kohlenstoffverbindungen.

Wir sahen bei der Arbeit des Chlorophyllapparats der grünen Pflanzen im Lichte Zucker entstehen und diesen Zucker sich dann innerhalb der Chlorophyllkörner als Stärke gewissermaßen niederschlagen. Es ist für die Pflanze sicherlich das Vorteilhafteste, ein Assimilationsprodukt, das nicht unmittelbare Verwendung findet, auch nicht rasch genug fortgeleitet werden kann, in einen festen Zustand überzuführen. Denn in diesem Zustand beansprucht es den geringsten Raum, ist zugleich am indifferentesten. Die Zunahme des Zuckers in der Zelle steigert den osmotischen Druck in ihr über das zulässige Maß. Durch seine Überführung in Stärke wird dem abgeholfen. Daher etwa 80 Prozent aller höher organisierten Pflanzen zu diesem Mittel greift und zur Zeit starker Assimilation Stärke in ihren Chlorophyllkörnern ablagert. Der Chlorophyllapparat wird aber nicht dauernd durch diese Stärke belastet. Des Nachts findet sie Zeit, mehr oder weniger vollständig aus den Chlorophyllkörnern auszuwandern, wobei der aus ihr wiedererzeugte Zucker nach Orten des Verbrauchs oder Orten der Aufbewahrung, den Reservestoffbehältern, den Weg einschlägt. Auf diesem Wege wird er, sobald seine Zufuhr über die Abfuhr dominiert, mit Hilfe von Chloro- oder Leukoplasten wieder in kleine Stärkekörner umgesetzt, die daher oft als „transitorische“ Stärke seine Leitungsbahnen bezeichnen.

Erst in den Reservestoffbehältern, soweit diese die ihnen zugeführte Zuckerlösung in Form von Stärke speichern sollen, werden in Leukoplasten umfangreichere Stärkekörner erzeugt, die nach Größe, Form und innerem Bau oft charakteristische Merkmale darbieten. Jeder Schnitt, den wir durch eine Kartoffelknolle ausführen und bei hinreichender Vergrößerung untersuchen, zeigt uns alles Gewebe vollgepfropft mit Stärke. Die Körner sind hier verhältnismäßig groß (Fig. 5), denn ihre Länge beträgt bis 0,09 mm und kann bei bestimmten Kartoffelsorten selbst auf das Doppelte steigen. Hätten wir Schnitte durch den

Wurzelstock des Riesenblumenrohrs, *Canna gigantea* Desf.\*, vor Augen, so würden uns diese bis 0,175 mm große Stärkekörner vorführen, mit die allergrößten, welche das Pflanzenreich aufzuweisen hat. Solche Körner lassen sich schon einzeln mit dem bloßen Auge unterscheiden. Im allgemeinen begnügen sich die Pflanzen aber, auch in ihren Reservestoffbehältern, mit Stärkekörnern von weit bescheideneren Dimensionen, die bis auf 0,002 mm zurückgehen. Die Stärkekörner pflegen mehr oder weniger deutliche Schichtung zu zeigen; es kann diese Schichtung zentrisch oder exzentrisch sein. Unsere Weizen- und Roggenstärke ist zentrisch gebaut, d. h. der Bildungskern, um den sich die Schichten während der Größenzunahme des Korns lagerten, liegt annähernd in der Mitte. Diese Körner sind linsenförmig, ihr größter Durchmesser schwankt um 0,04 mm. Stets sieht man viel kleinere, eckige Stärkekörner zwischen diesen größeren liegen.

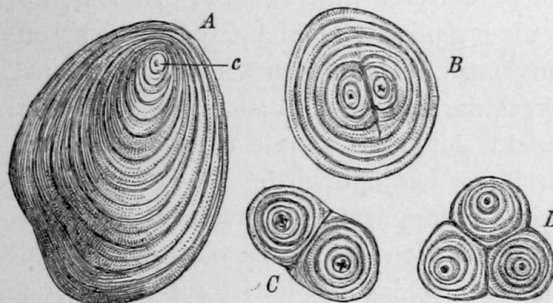


Fig. 5. Stärkekörner aus der Kartoffelknolle. A ein einfaches, B ein halbzusammengesetztes Stärkekorn. C und D ganz zusammengesetzte Stärkekörner. c der Bildungskern des Stärkekornes. Vergr. 540.

Die Kartoffelstärke ist eiförmig, meist deutlich und zwar stark exzentrisch geschichtet. Zwischen den einfachen Körnern weist sie auch einzelne zusammengesetzte Körner auf, die aus zwei oder drei zu einer Einheit verbundenen Körnern bestehen.

In der Erbse fänden wir ovale, deutlich zentrisch geschichtete Körner vor, die bis 0,065 mm lang werden und radiale Risse aufweisen. Ein Haferkorn würde uns in entsprechend

ausgeführten Schnitten ellipsoidische, bis 0,05 mm lange Stärkekörner zeigen, jedes Korn aus 200 bis 300 Teilkörnern zusammengesetzt sein und leicht in sie zerfallen. Diese Beispiele glaubte ich aufzählen zu müssen, um zu zeigen, daß man verschiedene Stärkesorten unter dem Mikroskop unterscheiden kann, was für die Nahrungsmittelforschung oft von großer Bedeutung ist. Freilich kann die mikroskopische Untersuchung in bestimmten Fällen auch versagen, so z. B. wenn es die sehr ähnliche Weizen- und Roggenstärke zu unterscheiden gilt. Da muß man nach anderen Anknüpfungspunkten für die Bestimmung suchen.

Um die Stärke aus den pflanzlichen Reservestoffbehältern zu befreien, verreibt man das Gewebe mit Wasser und trennt die Stärke von der „Pulpe“ durch Sieben und Schlämmen. So gewinnt man die Kartoffelstärke des Handels, während bei der Herstellung von Getreidemehl das die Stärke führende Gewebe mit zermahlen wird. In der Kartoffelknolle stellt die Stärke 25 Prozent des Gesamtgewichts dar, beim Weizenkorn sogar 70 Prozent der Trockensubstanz.

Man weiß, daß die Stärke zu durchscheinendem, gallertartigem Kleister verquillt, wenn man sie im Wasser auf 60 bis 70° C erhitzt. Mit Jodlösung behandelt wird sie blau, bei Überschuß von Jod fast schwarz. Doch gibt es auch solche, ebenfalls als Stärke in den Pflanzen bezeichnete Körner, die durch Jod

nicht blau, sondern weinrot gefärbt werden. So verhält sich unter anderen die sogenannte Klebstärke, die bestimmten Sorten von Reis eigen ist und den Japanern zur Kleisterbereitung dient.

Wir stellten fest, daß eine Mehrzahl von Traubenzuckermolekülen sich verbindet, um das Stärkemolekül zu bilden. Wir haben es somit bei der Stärke chemisch mit einem Polysaccharid zu tun. Bei der Rückverwandlung der Stärke in Zucker ist als erstes Enzym die Diastase tätig. Sie stellt ein Gemenge von zwei Enzymen, der Amylase und der Maltase dar. Die Amylase zerlegt die Stärke durch Spaltung ihres Moleküls unter Wasseraufnahme, d. h. durch Hydrolyse, in Maltose, einen Malzzucker, dessen Moleküle, so lehrt uns die Chemie, aus zwei Traubenzuckermolekülen bestehen. Die Maltase vergreift sich an dem Malzzucker und spaltet ihn in Traubenzucker. An der Herstellung von Stärkekörnern aus Zucker sind in der Pflanze lebende, protoplasmatische Gebilde, die Chromatophoren, beteiligt. Die Spaltung der Stärke durch die wirksamen Enzyme läßt sich ebenso auch außerhalb des pflanzlichen Organismus durchführen. Bei ihrem Eingreifen handelt es sich um Wirkungen, die denen der sogenannten „Katalysatoren“ ähnlich sind, und deren Wesen darin besteht, daß sie durch ihre Anwesenheit langsam verlaufende, chemische Prozesse beschleunigen. Sie wirken schon in äußerst geringen Mengen ein, so daß ein Gewichtsteil Diastase zwei Tausend Gewichtsteile Stärke zerlegen kann. — Viel Arbeit ist darauf verwendet worden, festzustellen, ob die Stärkekörner, wie sie die Pflanzen uns liefern, aus einem einheitlichen chemischen Stoff oder aus verschiedenen solchen, nächstverwandten Stoffen sich aufbauen. Der Hauptbestandteil der gewöhnlichen Stärkekörner ist sicherlich die sogenannte Amylose, jenes Polysaccharid, das uns schon bekannt ist. Untersuchungen aus letzter Zeit suchen es nun wahrscheinlich zu machen, daß die bisher angenommene Verschiedenheit unter den, in den Aufbau eines jeden Stärkekorns eingehenden, Substanzen nur bedingt sei durch eine verschiedene Einlagerung von Mineralstoffen in die Amylose.\* Stärkekörner, die mit Jod rote Färbungen annehmen, dürften dies ihrem Gehalt an dextrinartigen Körpern verdanken.

Den Bau der Stärkekörner hat man mit dem der Sphärite verglichen, d. h. von Kristallkugeln, die aus radial angeordneten, in Schichten gelagerten Kristallnadeln zusammengesetzt sind. Die lebendige Substanz der Leukoplasten, in welcher dieser Kristallisationsvorgang sich vollzieht, läßt ihn aber nicht uneinflusst, wie das ja der Umstand lehrt, daß die Ausgestaltung der Stärkekörner, je nach ihrem Ursprung, spezifische Verschiedenheiten zeigt. Die Annahme, daß ein Kristallisationsvorgang die Grundlage für die Stärkeform abgibt, wird dadurch gestützt, daß auch ein der Stärke nächstverwandtes Polysaccharid, das Inulin, das ihre Stelle in den Reservestoffbehältern der Kompositen, beispielsweise der Georginenknollen, einnimmt und dort in gelöstem Zustand gespeichert wird, beim Auskristallisieren Sphärite bildet. Dieses Auskristallisieren wird künstlich, etwa durch Einlegen inulinreicher Gewebe in 50prozentigen Alkohol veranlaßt. Es vollzieht sich somit ohne das Eingreifen von Lebensvorgängen und liefert demgemäß ausgeprägte Kristallkugeln.



Kleber  
oder Aleuron.

Wenn wir einen dünnen Querschnitt durch ein Weizenkorn (Fig. 6), einen Schnitt, der mindestens an einzelnen Stellen auch die Außenschale in sich faßt, mit Jodlösung behandeln, so sehen wir, daß in einer Zellschicht, die dicht unter dieser Schale liegt, die vorhandenen, kleinen Körnchen sich nicht blau, sondern gelbbraun färben. Diese Körner stellen Kleber oder Aleuron dar. Erst auf die Kleberschicht folgt im Weizenkorn nach innen das stärkeführende Gewebe. Der Kleber oder Gluten ist ein Eiweißstoff, der demgemäß, so wie andere Eiweißstoffe, eine gelbbraune Färbung mit Jod annimmt. In diesem Falle zeigt der Kleber die Gestalt kleiner Körnchen. Diese Körner gehen aus Vakuolen des Zytoplasmas hervor, die sich mit Eiweißlösungen füllten, und deren Eiweiß bei steigender Konzentration der Lösung, und infolge des durch das Austrocknen der reifenden Frucht veranlaßten Wasserverlustes, schließlich in fester Form er-

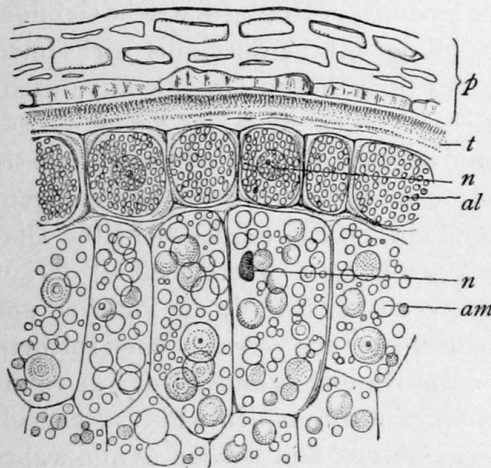


Fig. 6. Äußerer Teil eines Querschnittes durch ein Weizenkorn (*Triticum vulgare*). *p* Fruchthülle, *t* Samenhaut. An die Samenhaut grenzt das Endosperm. In diesem *a* Aleuronkörnchen, *n* Zellkern, *am* Stärkeköerner. Vergr. 240.

starre. Diese Kleberschicht, die in unseren Getreidekörnern das innere, stärkehaltige Gewebe deckt, wird beim Mahlen mitsamt der Schale als Kleie von ihm getrennt. Am vollständigsten geschieht das beim Verfahren, das jetzt allgemein beim Mahlen der Weizenkörner befolgt wird. Dadurch büßt das Mehl annähernd vollständig die durch den Kleber vertretenen Eiweißstoffe ein. Das bedeutete aber bis jetzt insofern nicht einen Verlust an Nährwert für das Mehl, als bei dem üblichen, trockenen Vermahlen der Kleie die Aleuronzellen nicht zermalmt werden, man das Aleuron aus ihnen somit nicht befreit. Bleiben aber die

Aleuronkörner von den Membranen ihrer Zellen umschlossen, so kommt es nicht zu ihrer Ausnutzung im Verdauungskanal des Menschen. Erst neuerdings gelang es, durch nasse Kleievermahlung die Aleuronzellen zu öffnen. Die so erhaltene, breiartige Masse wird getrocknet, dann für sich nochmals vermahlen und dem übrigen Mehle zugesetzt. Sie wird nunmehr verdaut so wie das übrige Mehl. Das aus solchem Mehl hergestellte Brot ist aber dunkler. — Eiweiß wird als Reservestoff im Samen oft deponiert. Chemisch handelt es sich hierbei im allgemeinen um Eiweißstoffe, die als Globuline bezeichnet werden, und die man außerdem als Legumin in den Erbsensamen, Konglutin in Lupinensamen, Edestin in fetthaltigen Samen, u. dgl. m. unterscheidet. Fettes Öl ist neben dem Aleuron in dem Gewebe trockener Samen aufgespeichert. In lehrreicher Form würde uns diese Erscheinung bei der Untersuchung von Schnitten durch Rizinussamen entgegentreten (Fig. 7). Wir bekämen dort verhältnismäßig große, ellipsoidische Aleuronkörner zu sehen, zudem in jedem dieser Körner einen Eiweißkristall und ein Kügelchen, das aus dem Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling besteht.

Eiweiß-  
kristalloide.

Ein Teil des Eiweißes ist also in diesem Falle auskristallisiert zu recht interessanten Gebilden, die Kristallform haben, dessenungeachtet quellbar sind und nach Art sonstiger Eiweißkörper Farbstoffe aufspeichern. Man hat sie daher von den echten Kristallen als Kristalloide unterschieden. In ihrer Gestalt entsprechen sie aber durchaus echten Kristallen, die A. F. W. Schimper durch Anwendung der in der Mineralogie üblichen Methoden bei Rizinus als „isotrope Kristalloide regulär tetraëdrisch-hemiëdrischer Symmetrie“ bestimmen konnte. Das Zytoplasma, in welches die Aleuronkörner bei Rizinus eingebettet sind, führt reichliche Mengen von Öl, dem bekannten Rizinusöl, das sich, durch das Wasser, in welchem wir unsere Schnitte untersuchten, aus diesen verdrängt, an den Rändern in großen, stark lichtbrechenden Tropfen sammelt. — In saftigen Reservestoffbehältern, sofern diese auch Eiweiß speichern, ist dieses im Zellsaft gelöst. Dieses Eiweiß kann man auch in einer Kartoffelknolle nachweisen, wenn man auf dünne, durch sie geführte Schnitte Alkohol einwirken läßt. Es bildet sich dann ein feinkörniger Niederschlag in den Zellen, der aus diesem Eiweiß und in naher Beziehung zu ihm stehenden Amiden besteht.

Wir wissen bereits, daß die Eiweißsynthese in den Pflanzen sich auch ohne Zutun des Lichtes vollzieht. Die zu dieser Synthese erforderliche Energie ge-

Mobilisierung  
des Eiweißes.

winnen die grünen Pflanzen ihren Kohlenhydraten ab. Das Eiweiß kann, als kolloider Körper, nicht die Membranen der Zellen passieren. Die Landpflanzen, ja schon gewisse Abteilungen massigerer Seealgen, bilden für den direkten Transport von Eiweiß bestimmte Zellenzüge aus, die durch offene Poren miteinander kommunizieren. Wir werden uns später mit ihnen beschäftigen. Um durch geschlossene Membranen wandern zu können, muß das Eiweiß wieder „abgebaut“ werden. Die Zerlegung seines Riesen-

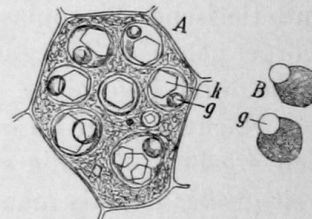


Fig. 7. A Zelle aus dem Endosperm von *Ricinus communis* unter Wasser beobachtet. B einzelne Aleuronkörner unter Olivenöl. k Eiweißkristalle, g Globoid. Vergr. 500.

moleküls in kleinere Moleküle geht auf hydrolytischem Wege vor sich, wie die der hochmolekulären Stärke, wenn sie wandern soll. Sie erfolgt ebenfalls unter dem Einfluß von Enzymen, und zwar ganz ähnlicher, proteolytischer Enzyme, wie es auch jene sind, die in den Verdauungswegen des tierischen Körpers die als Nahrung aufgenommenen Eiweißkörper zerlegen. In den grünen Pflanzen treten unter den für die Wanderung bestimmten, aus fortgesetzten Spaltungen hervorgegangenen Abbauprodukten des Eiweißes besonders auffällig die Amide hervor, unter ihnen am häufigsten das Asparagin, d. h. das Amid der Aminosbernsteinsäure. Doch scheinen in diesen Amiden nicht mehr die primären Abbauprodukte des Eiweißes, sondern aus diesen durch neue Synthesen wieder hergestellte Körper vorzuliegen. Bei Sauerstoffabschluß findet nur die primäre Eiweißhydrolyse statt, und es stellen sich als Produkte dieser, Tyrosin und Leuzin, und nur ganz unbedeutende Mengen von Asparagin ein. Bei Luftzutritt hingegen, somit wenn Sauerstoff zur Verfügung steht, geht aus diesen primären Produkten durch synthetische Reaktion Asparagin hervor. Das Asparagin führt den Namen nach den Spargelsprossen, die man für kulinarische Zwecke vergeilen

läßt, und aus denen man es zuerst gewann. In Spargelstücken, die man in Alkohol einlegt, bilden sich Sphärokristalle von Asparagin, welche beweisen, daß hier ein kristalloider, also für die Wanderung durch Membranen wohl geeigneter Körper vorliegt. Man hat daher die Rolle des Asparagins für die Beförderung von Eiweißkörpern mit jener des Zuckers bei dem Transport der Kohlenhydrate verglichen.\* Die an geeignete Orte beförderten Abbauprodukte der Eiweißkörper werden dort zu deren Wiederaufbau verwendet. Fehlen die hierzu nötigen Kohlenhydrate, so häuft sich das Asparagin an solchen Stellen an. So in den vergeilten Spargelsprossen, die in der Dunkelheit erzogen werden, nicht ergrünen und daher aus Mangel an Chlorophyll und Licht keine Kohlenhydrate bilden können. — Untersucht man mikroskopisch auf Schnitten Rizinussamen während der Keimung, so sieht man in dem Maße, als letztere fortschreitet, die Aleuronkörner schwinden. Sie werden mit Hilfe von Enzymen abgebaut und der Reservestoff, den sie darstellen, wird in solcher Weise mobilisiert.

Abbau und  
Synthese im tierischen Körper.

Wie die Pflanze die Kohlenhydrate und die Eiweißstoffe mit Hilfe von Enzymen abbaut, um aus diesen Bausteinen erst wieder die Substanz ihres Körpers aufzubauen, oder sie als Energiequellen zu benutzen, so tut dies auch das Tier. Es herrscht in dieser Beziehung zwischen der Tätigkeit pflanzlicher und tierischer Protoplasten die größte Übereinstimmung. Auch im tierischen Körper geht eine Zerlegung der großen Moleküle der aufgenommenen Nahrungsstoffe durch Hydrolyse, ihrem Wiederaufbau durch Synthese voraus. Aus diesem Nachweis, der im besondern durch Emil Abderhalden geführt wurde, hat sich ergeben, daß die synthetische Leistungsfähigkeit des tierischen Körpers weit größer ist, als man noch bis vor kurzem angenommen hat. Es ist Emil Abderhalden auch durch direkte Versuche gelungen, die komplizierten Verbindungen der Nahrungsmittel durch ihre chemischen Bausteine zu ersetzen, und da die Chemie diese bereits aus anorganischen Stoffen künstlich herzustellen vermag, so ist damit auch eine künstliche Ernährung der Tiere mit Umgehung der Pflanze theoretisch gelungen. Nur theoretisch, denn praktisch wird auch weiterhin die Pflanze fortfahren, die Ernährerin des Tieres zu sein, da ihre Arbeit in Schaffung der Kraftquellen durch Verwertung des Sonnenlichtes, so wie das schon für die künstliche Synthese der Eiweißkörper betont wurde, die billigsten, und man darf wohl auch annehmen, die schmackhaftesten Nahrungsmittel liefern wird.

Eingreifen der  
Bakterien in den  
Kreislauf der  
organischen  
Substanz.

Wie übrigens die grünen Pflanzen des Beistandes solcher Bakterien bedürfen, welche die Stickstoffverbindungen, die den Stoffwechselprodukten der Tiere und den Leibern toter Tiere und Pflanzen entstammen, zu Salpetersäure oxydieren, die der grünen Pflanze im Salpeter als Stickstoffquelle dient, so vermögen die höher organisierten Tiere andererseits, allem Anschein nach nicht, das in größter Menge von den grünen Pflanzen erzeugte Kohlenhydrat, die Zellulose, zu verwerten, ohne Mithilfe der ihren Darm bewohnenden Bakterien.

Kalziumoxalat.

Da wir das Ziel verfolgen, zunächst die geformten Einschlüsse pflanzlicher Zellen kennen zu lernen, so wenden wir uns jetzt an den oxalsäuren Kalk, dessen Kristalle als eine äußerst häufige Erscheinung in pflanzlichen Geweben



gelten müssen. Selbst solche Pflanzen, die als kalkfeindlich bekannt sind, die dementsprechend kalkarme Standorte bevorzugen, nehmen erhebliche Mengen gelöster Kalksalze aus dem Boden in ihren Körper auf. In diesem wird aber meist der größte Teil des Kalkes durch Oxalsäure, welche die Protoplasten nach Bedarf hierfür bilden, in der Form von sehr schwer löslichem Kalziumoxalat gebunden. Man findet dieses dann im Innern der Zelle deponiert oder in deren Membran eingelagert vor. Protoplasten, die als Behälter von Kalziumoxalat fungieren, sterben meistens alsbald ab. Das Kalziumoxalat kann mit sehr zahlreichen und winzigen Kristallen seinen Behälter füllen und stellt dann den sogenannten Kristallsand dar. Oder es hat sich zu einem einzigen, verhältnismäßig großen Oktaeder, oder einer morgensternförmigen Kristalldruse, oder endlich zu einem Bündel nadelförmiger Kristalle geformt. Ganz allgemein bleibt das Kalziumoxalat von einer weiteren Verwendung im Pflanzenkörper ausgeschlossen, doch hat man, wenn auch nur unter künstlichen Bedingungen, Erscheinungen beobachtet, die seine Wiederauflösung in einer Zelle unter bestimmten Bedingungen nicht mehr als ganz unmöglich erscheinen lassen. Die Auflösung erfolgte aber auch in dem erwähnten Falle nicht, um das Kalziumoxalat wieder in den Stoffwechsel der Pflanze einzuführen, vielmehr nur, weil die Zellen künstlich zu einer bedeutenden Erhöhung ihres osmotischen Druckes veranlaßt wurden. Sie mögen dabei den Säuregehalt ihres Zellsaftes so gesteigert haben, daß dieser das Kalziumoxalat löste. — Doch ein ganz bedeutender, abgeleiteter Nutzeffekt, also ein ökologischer Vorteil, erwächst den Pflanzen, die damit ausgestattet sind, aus den „Raphiden“, jenen zuvor erwähnten Kristallnadeln, die in Bündeln innerhalb ihres Behälters liegen (Fig. 8). Wenn solche Raphiden einer Pflanzenart zukommen, hält jedes ihrer Individuen auch zäh daran fest, sie auszubilden. Man kann, wie es durch W. Benecke geschehen ist, die Ernährung einer Pflanze im Versuch durch Darreichung entsprechender Nährstoffe so regulieren, daß die Veranlassung zur Bildung von Oxalsäure für sie wegfällt. Dann kommt es auch nicht zur Bildung von Kalziumoxalat in ihren Geweben, ausgenommen die Raphiden, die auch unter solchen Umständen fast vollzählig sich einstellen. Diese Raphiden schützen aber in wirksamster Weise die Keimlinge und jüngeren Teile einer Pflanze gegen Schnecken, die zu den gefährlichsten Feinden der Pflanzenwelt gehören. Diese Tiere zerkleinern mit ihrer wie eine Raspel wirkenden Zunge das pflanzliche Gewebe, um es zu verzehren, müssen aber an dieser Tätigkeit durch Raphiden, wo solche vorhanden sind, rasch gehindert werden. Denn diese feinen Nadeln bohren sich naturgemäß in die Zunge des Tieres ein. Unter Umständen kann auch der Mensch die Wirkung solcher Raphiden an sich erproben, und zwar dann, wenn er viel Weinbeeren verzehrt hat und deren Haut mit Zunge und Zähnen ausquetschte. Dann stellt sich bei ihm nach einiger Zeit ein Brennen auf Zunge und Gaumen ein, dessen Ursache er sich wohl meist nicht zu erklären weiß. Es

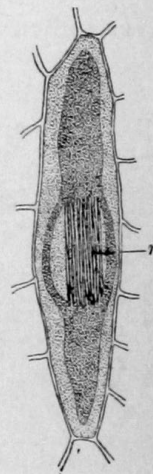


Fig. 8. Eine mit Schleim und einem Raphidenbündel erfüllte Zelle aus der Rinde von *Dracaena rubra*. *r* das Raphidenbündel. Vergr. 100.

Raphiden.

rührt von den in diese Teile eingedrungenen Kristallnadeln her. Gewisse Weinbeersorten sind besonders reich an Raphiden und daher für Weintraubenkuren nicht geeignet. Zum Unterschied von den meisten anderen, Kalziumoxalatkristalle führenden Zellen behalten die mit Raphiden ausgestatteten ihren lebendigen Zustand bei. Das aus zahlreichen, einander parallelen Nadeln von gleicher Länge zusammengesetzte Raphidenbündel liegt im Protoplasten eingebettet innerhalb einer mit Schleim erfüllten Vakuole.

Besonders eigenartig wird das Verhalten der die Raphiden führenden Zellen bei manchen Arongewächsen (Araceen), so vornehmlich bei *Pistia stratiotes*, einer in den Tropen weit verbreiteten, auf der Oberfläche des Wassers schwimmenden Pflanze, die in unseren „Victoria“-Häusern häufig anzutreffen ist. In Westindien wird diese Pflanze sehr treffend Wasserlattich genannt, da sie in

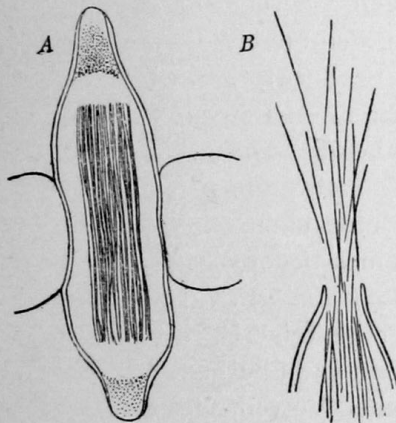


Fig. 9. In A intakter Raphidenschlauch im Blatt von *Pistia stratiotes*. In B offenes Ende eines Raphidenschlauches mit teilweise entleerten Raphiden. Nach G. HABERLANDT. Vergr. etwa 150.

der Tat äußere Ähnlichkeit mit einem Salatkopf zeigt. An Schnitten durch die Blätter dieser Pflanze fallen bei mikroskopischer Betrachtung die Raphidenzellen als spindelförmige Gebilde auf, deren mittlerer Teil zwischen andern Zellen eingefügt ist, welche Lufthöhlen umgeben, deren beide Enden aber frei in diese Lufthöhlen hineinragen (Fig. 9, A). An ihren beiden Enden sind die Raphidenzellen nur durch eine sehr zarte Membran abgeschlossen. Wird eine solche Zelle von einem Tier verletzt, so quillt der ihre Raphiden umhüllende Schleim aus und drückt die Raphiden, meist einzeln nacheinander, durch die zarte Wand der Enden nach außen hervor (Fig. 9, B). Dieses Abschießen der Nadeln erfolgt mit ansehnlicher Gewalt, kann also das angreifende Tier sehr wohl verwunden. — Da man leicht geneigt sein kann,

ökologische Nutzeffekte sich zurechtzulegen, so erlangen sie im wesentlichen erst dann wissenschaftlichen Wert, wenn sie durch Versuche gestützt sind. Dementsprechend war Ernst Stahl bemüht, durch Verfütterung raphidenhaltiger, sowie künstlich von ihren Raphiden befreiter, Pflanzenteile an Schnecken ihren tatsächlichen Schutzwert nachzuweisen. Da aber auch der Ausfall solcher Versuche durch sekundäre Ursachen beeinflusst werden kann, so bleiben sie vielfach nicht unangefochten. Das sollte auch Ernst Stahl erfahren. In der Hauptsache dürfte er aber Recht behalten.

Eine Aufzählung aller Stoffe, die in Tropfenform oder gelöst im pflanzlichen Zytoplasma oder Zellsaft vertreten sind, würde fast ins Unendliche anwachsen und hätte an dieser Stelle auch keinen Zweck. Also beschränke ich mich auf die Heranziehung solcher Stoffe, welchen eine besondere Bedeutung im Leben der Pflanze, in physiologischer oder ökologischer Beziehung, zukommt.

Zucker. Welche wichtige Rolle den Zuckerarten hierbei zugefallen ist, wissen wir bereits, ja es läßt sich dreist behaupten, daß sie das vornehmste organische

Nahrungsmittel der lebenden Wesen sind. Sie stellen denjenigen Vorrat an Spannkraften dar, aus dem diese der Hauptsache nach schöpfen, um ihren Lebensunterhalt zu decken. Traubenzucker ist in den meisten pflanzlichen Zellen, nur jene der Pilze ausgenommen, vertreten, auch Rohrzucker sehr verbreitet, Zucker als solcher aber weniger als die Stärke geeignet, in Reservestoffbehältern aufbewahrt zu werden. Denn er nimmt in gelöster Form viel mehr Raum als diese in Anspruch, entwickelt zudem in stärkerer Konzentration zu hohe osmotische Druckkraft. Immerhin haben sich gewisse Pflanzen darauf eingerichtet, Rohrzucker zu speichern, und aus ihnen schöpfen wir unseren Vorrat an kristallinischem Zucker, so aus dem Zuckerrohr und der Zuckerrübe. Wie groß die Zuckerrüben dabei werden, weiß jeder, und wenn in besonders zuckerreichen unter diesen Rüben die Konzentration des Rohrzuckers im Zellsaft bis auf 20 Prozent steigt, so wird dadurch ein Druck erzeugt, der weit über das gewohnte Maß hinausgeht und ganz besondere Anpassungen verlangt. Von dem Traubenzucker, der ein Monosaccharid ist, unterscheidet sich der Rohrzucker dadurch, daß er zwei Zuckermoleküle in einem Molekül vereinigt: er gehört zu den Disacchariden. Er zerfällt in ein Molekül Traubenzucker und ein Molekül Fruchtzucker. Auch diese Spaltung vollzieht sich unter dem Einfluß eines Enzyms, des Invertins (Saccharase). Das entstandene Zuckergemisch wird als Invertzucker bezeichnet. — Schon wesentlich vorteilhafter muß es erscheinen, wenn die Kompositen ihr Kohlenhydrat als Inulin in den Reservestoffbehältern speichern. Zwar ist auch das Inulin dort im Zellsaft gelöst, <sup>Inulin.</sup> allein in kolloidaler Form, so daß es durch die Membranen nicht geht und somit ohne Schwierigkeit in der Zelle zurückgehalten werden kann. Andererseits verlangt es, weil gelöst, große Reservestoffbehälter, wie man das an den Wurzelknollen der Georgine oder des Topinambur sieht. Die Konzentration der Lösung kann bis auf 15 Prozent steigen, dann fällt der Zellsaft in den Schnitten auch durch seine stärkere Lichtbrechung auf. Fügt man Alkohol hinzu, so schlägt sich das Inulin in solchen Zellen in Gestalt eines feinen Pulvers nieder. Ersetzt man den Alkohol durch Wasser und erwärmt ein wenig das Präparat, so löst sich der Niederschlag wieder auf. Wir haben schon früher erfahren, daß man das Inulin auch in Sphäriten aus inulinreichen Geweben auskristallisieren lassen kann. Bei der Spaltung zerfällt das Inulin in lauter Fruchtzuckermoleküle, und auch für diese Spaltung ist ein Enzym, die Inulase, notwendig.

Die Flüssigkeit, die den Saftraum der Zelle erfüllt, reagiert für gewöhnlich sauer, weil sie organische Säuren, bzw. saure Salze dieser Säuren, in Lösung hält. Apfel-, Wein-, Zitronensäure wiegen unter den Säuren vor. Sie stellen, wie oft nachweisbar ist, Produkte unvollständiger Oxydationen des Zuckers bei der Atmung vor. So ist es bei den Fettpflanzen, den sogenannten Sukkulenten, die auf solche Weise einen Verlust an Kohlensäure vermeiden. Darauf müssen sie aber bedacht sein, da ihre dem Leben an trockenen Standorten angepaßten, fleischigen Gewebe und einen festen Abschluß bietenden Oberhäute den Gasaustausch mit der Umgebung erschweren. Daher sie des Nachts die Verbrennung des Zuckers nur bis zur Entstehung organischer Säuren oxydieren und den Vorgang

Organische  
Säuren im Zell-  
saft.



erst am Tage weiter bis zur Bildung von Kohlensäure fortsetzen, die, statt in die umgebende Atmosphäre wie sonst zu entweichen, von dem Chlorophyllapparat ergriffen und zu erneuter Synthese von Kohlenhydraten verwendet wird. Doch auch in anderen Fällen dürfen die organischen Säuren im Zellsaft als Produkte unvollständiger Oxydation des Zuckers gelten, wobei ihre Aufgabe darin besteht, im Verein mit andern kristalloiden Stoffen, den Turgor der Zelle, dessen hohe Bedeutung uns bereits bekannt ist, zu regulieren. — Rote und blaue Farbstoffe, die in bestimmten Fällen auch dunkelrot, violett, dunkelblau und selbst schwarzblau werden, färben den Zellsaft bunter Pflanzenteile. Man Anthokyane. faßt sie als Anthokyane zusammen. Ihre chemische Natur ist wenig aufgeklärt. Sie werden in letzter Zeit als Oxydationsprodukte eines farblosen Chromogens, einer Verbindung, die durch Hydrolyse von Glykosiden entstehen soll, angesehen. Ihre roten Färbungen deuten auf eine saure, die blauen auf eine alkalische Reaktion des Zellsaftes hin. Wie Hans Fitting neuerdings fand, zeigen die in Wasser gelösten Rückstände der Alkohol- bzw. Wasserextrakte solcher Blüten, wenn sie abwechselnd erwärmt und abgekühlt werden, meist reversible Farbenänderung. Diese Erscheinung wurde von Hans Fitting an den Blüten zweier Reiherschnabelarten (*Erodium gruinum* und *ciconium*) auch in lebendem Zustande beobachtet. Die bei kühler Witterung intensiv blauen Blüten werden bei hinreichender Erwärmung weinrot bis rosa, um bei fallender Temperatur zum Blau zurückzukehren. — Die auffällige Rotfärbung junger Triebe, die besonders bei starker Belichtung und trockenem Wetter sich einstellt, wird mit der Anhäufung von Zucker in den Zellen, die unter solchen Bedingungen sich einstellt, in Verbindung gebracht. Wir erwähnten früher, daß auch bei der herbstlichen Rotfärbung der Laubblätter der Zucker eine Rolle zu spielen scheint. Nach Ernst Stahl soll die Absorption der Wärmestrahlen durch den roten Farbstoff bei tropischen Gewächsen die Transpiration in erwünschter Weise fördern. Daß roter Farbstoff in den Geweben ohne alle Beziehung zum Licht und sicherlich auch ohne allen Nutzeffekt gebildet werden kann, lehrt augenscheinlich die rote Rübe, die ihren Farbstoff im Erdboden erzeugt. Es gibt auch Fälle, wo ein gelber Farbstoff im Zellsaft gelöst ist, so in den Blüten gelber Georginen; doch kommt das im ganzen genommen selten vor, das Gelb der meisten Blüten wird vielmehr durch entsprechend gefärbte Chromoplasten bedingt.

Gerbstoffe. Gerbstoffe sind so verbreitet in den Pflanzen, zudem für den Menschen in technischer Beziehung so wichtig, daß sie von jeher die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Sie füllen im Zytoplasma kleinere oder größere Vakuolen an, und diese fallen dann durch ihre starke Lichtbrechung auf. Sie stellen wohl stets ein Endprodukt des Stoffwechsels dar, das keine Verwendung mehr findet. Nutzlos sind sie dessenungeachtet für den Pflanzenkörper nicht, da sie ein wirksames Schutzmittel gegen Atmosphärien, Mikroben und auch höhere Tiere bilden. Die dikotylen Holzgewächse imprägnieren die Zellwände ihres „Kernholzes“ meist mit Gerbstoffen, bzw. Gerbstoffderivaten, und erhöhen dadurch seine Widerstandsfähigkeit. Es ist antiseptisch geschützt gegen niedere Organismen und wird auch gemieden von Holzwürmern. Auch die Rinden der Bäume

ziehen meist aus dem gleichen Schutzmittel einen Vorteil, und wo der Gerbstoff in solchen Mengen in einer Rinde angehäuft ist, wie etwa bei der Eiche, verwenden wir sie zum Gerben tierischer Häute, die dadurch auch sehr resistent gegen äußere Einflüsse werden.

Eine Bezeichnung wie Gerbstoff knüpft auch bei dem Uneingeweihten an Glykoside bestimmte Vorstellungen an. Weniger dürfte das bei dem Namen Glykosid der Fall sein. Der Chemiker gibt die Erklärung, daß es sich um Verbindungen von Zucker mit organischen Resten verschiedener Art, wie Phenolen, Alkoholen u. dgl. m. handelt. Sie bilden zweifellos keine chemische Gruppe von einheitlichem Charakter und spielen auch physiologisch verschiedene Rollen. So können sie Reservestoffe darstellen, von welchen der Zucker nach Bedarf wieder abgespalten wird, oder auch keine weitere Verwendung im Stoffwechsel der Pflanze finden. Dann dienen sie ihr aber des öfteren noch durch ihre Giftigkeit oder ihren üblen Geschmack. Das Digitalin hält wirksam die Tiere von den Fingerhutarten ab, die scharfen Senföle von bestimmten Arten der Gattung *Sinapis* und *Brassica*. Bei diesen liegt noch eine besondere ökologische Einrichtung vor. Die durch ihren Schwefelgehalt ausgezeichneten Senföle sind nämlich in den betreffenden Pflanzen nicht als solche, sondern in Form verschiedener Glykoside, wie Myrönsäure, Sinalbin u. dgl. m. vertreten, aus denen erst unter Einwirkung eines Enzyms, des Myrosins, das Senföl frei wird. Diese Glykoside und das Enzym sind aber in verschiedenen Zellen der Pflanze eingeschlossen und wirken daher aufeinander nicht ein. Es geschieht das erst, wenn durch Verwundung diese Zellen geöffnet werden und ihr Inhalt sich vermischt. Ebenso sind es verschiedene Gewebe, die in den Samen von Pfirsich, Aprikosen, bittern Mandeln und vieler anderen Pomaceen und Prunaceen einerseits das Amygdalin, andererseits das dieses Glykosid spaltende Enzym, das Emulsin, führen. Kommen aber beide Stoffe beim Zermahlen solcher Samen in Berührung, so wird das Glykosid in Blausäure (Zyanwasserstoffsäure), Bittermandelöl und Zucker aufgespalten. Die zu den furchtbarsten Giften gehörende Blausäure kann dann in Wirkung treten.

So gibt es denn auch zahlreiche, giftige Alkaloide, mit deren Hilfe die Pflanzen sich verteidigen. Ihre Namen sind uns zum Teil geläufig aus ärztlichen Verordnungen: so Strychnin, Veratrin, Atropin, Chinin, Morphin, Akonitin, Kokain, und zu ihnen gehört auch das in der Tabakpflanze vertretene Nikotin. Léo Errera machte schon vor längeren Zeiten darauf aufmerksam, daß es besonders häufig die Früchte und Samen der giftigen Pflanzen sind, in welchen der giftige Stoff sich häuft. Sie bedürfen ja aber auch des erhöhten Schutzes. Andererseits vermag auch das wirksamste Gift nicht alle Feinde von der Pflanze abzuhalten. Es gibt unter den Tieren „Spezialisten“, wie Ernst Stahl sie nannte, Spezialisten, die sich dem Gift gewachsen zeigen. Kaninchen, Meerschweinchen, verschiedene Vögel, vor allen die Amseln, sind verhältnismäßig immun gegen Atropin. Die giftige Zypressenwolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*) wird von den Wiederkäuern, Nagern, Schnecken, Heuschrecken und den meisten anderen Tieren gemieden, während die Raupe des Wolfsmilchschwärmers (*Sphinx euphorbiae*)

sich an ihr labt. Verschiedene Schnecken ernähren sich sowohl von Pilzen, die für uns eßbar sind, als auch von solchen, mit denen wir uns vergiften würden. Und so, wie in den Beziehungen zu den Giften, gibt es Spezialisten auch gegenüber den von uns zuvor behandelten Raphiden. Für die Raupen der Schmetterlingsgattung *Sphinx*, Untergattung *Deilephila*, scheinen die Raphiden geradezu einen notwendigen Bestandteil der Nahrung auszumachen.

**Purinkörper.** Den Alkaloiden werden auch die sog. Purinkörper angereicht, aus denen der Mensch die von ihm am meisten begehrten Reizmittel, das Coffein bzw. Thein, und das Theobromin schöpft. Er genießt sie im Kaffee, im Tee und in der Schokolade. Es sind Körper sehr naher Verwandtschaft mit der Harnsäure, Produkte des Zerfalls protoplasmatischer Substanzen. Aus dem tierischen Körper werden sie ausgeschieden, während sie im pflanzlichen, wie so viele andere Endprodukte des Stoffwechsels, verbleiben, weil es nicht so leicht ist wie im tierischen Körper, sie nach außen zu schaffen. Ein Schutz scheint aus ihrem Vorhandensein für die Pflanze nicht zu erwachsen.

**Toxine und Antitoxine.** Die Toxine sind außerordentlich starke Gifte, welche das Protoplasma gewisser Organismen als Angriffsmittel gegen andere erzeugt, um sie zu töten. Das Protoplasma der Bakterien ist im besonderen durch solche Fähigkeiten ausgezeichnet. Das Protoplasma des angegriffenen Organismus setzt sich durch Bildung von Gegengiften, Antitoxinen, zur Wehr.

**Fette.** In einer gewissen Beziehung ist es noch vorteilhafter für die Pflanze, Fette in ihren Reservestoffbehältern aufzuspeichern, als wie Kohlenhydrate. Denn die Fette sind sauerstoffärmer als die Kohlenhydrate, entwickeln daher beim Verbrennen noch mehr Wärmeeinheiten (Kalorien) wie diese, stellen somit einen noch größeren Energievorrat für sie dar. Daher fetthaltige Samen überaus verbreitet bei den phanerogamen Pflanzen sind, und zwar enthalten diese Samen fettes Öl. Ihr Gehalt an letzterem kann so groß sein, daß er bis 70 Prozent des Trockengewichts der ganzen Samen beträgt. Das Öl wird in dem reifenden Samen aus Kohlenhydraten, vornehmlich Glykose, erzeugt.\* Es stellt in chemischer Beziehung eine Mischung von Glyceriden gesättigter und ungesättigter Säuren dar. Letztere dominieren im reifen Samen, was von Vorteil ist, weil sie bei der Keimung besonders viel Wärme liefern. Bei dieser Keimung treten wieder die Kohlenhydrate, Zucker und Stärke auf, während das Öl schwindet. Auch diese Umwandlungsprozesse stehen unter der Herrschaft eines Enzyms, der Lipase. Ähnliche Vorgänge spielen sich in den Rinden vieler unserer Bäume ab, wenn dort die Stärke schwindet und an ihrer Stelle Fett auftritt. Die Stärke, mit der die Rinde unserer Bäume im Herbst sich angefüllt zeigt, nimmt dort bei den weichholzigen Arten, wie Linde und Birke, bei sinkender Temperatur zu Wintersanfang ab und wird durch Fett und Zucker ersetzt. Spätestens Mitte Dezember ist in unseren Breiten der ganze Vorgang vollzogen. Im Frühjahr beginnt bei den nämlichen Bäumen die Stärke wieder zu erscheinen. Bei höheren Temperaturengeht diese ihre Bildung so rasch vonstatten, daß man sie direkt in mikroskopischen Schnitten, die man durch geeignete Mittel eine Zeitlang am Leben erhält, verfolgen kann. Die Pflanzen wandeln mit Leichtigkeit Kohlenhydrate



in Fette, und umgekehrt Fette in Kohlenhydrate, um. Solche Prozesse des wiederholten Umbaus sind im Pflanzenreiche eine häufige Erscheinung, so ja auch wenn innerhalb der Bahn des wandernden Zuckers vorübergehend die schon früher erwähnte „transitorische“ Stärke auftritt. Das sind Leistungen, welche der lebende Protoplast spielend zu vollbringen scheint, an welchen unsere Bemühungen in chemischen Laboratorien aber noch scheitern.

Ganz anderer chemischer Natur wie diese pflanzlichen Fette sind die von den höher organisierten Gewächsen produzierten, ätherischen Öle und Harze, die unter den Terpenen ihren Platz finden. Man findet sie als stark lichtbrechende Tröpfchen im Zellinhalt verteilt. Sie stellen wirksame Schutzmittel für die Pflanzen dar. Den ätherischen Ölen kommt ein scharfer, brennender Geschmack zu; zudem wirken sie oft als Gifte auf die Tiere ein. Neuerdings hat ein ätherisches Öl, das von den Endzellen der Haare unserer Zimmerprimel, der *Primula sinensis* und *obconica* erzeugt wird, infolge der schädigenden Wirkung, die es auf manche Menschen ausübt, die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Dieses ätherische Öl macht sich durch seinen besonderen Duft bemerkbar, für die meisten Menschen ist es unschädlich. Wer aber eine Idiosynkrasie gegen dieses flüchtige Öl hat, setzt sich durch Berührung der Pflanze einer Hautentzündung aus; er kann sich zudem Anschwellungen im Gesicht, wenn er dieses der Pflanze nähert, und auch schwer heilbare Augenentzündungen zuziehen. — Andererseits dienen die flüchtigen Öle in den Blüten unserer höchst organisierten Pflanzen zur Anlockung der Insekten, die deren Duft schon aus weiter Ferne spüren. Solche Insekten suchen die Blüten nicht auf, um sie zu schädigen, sondern um den Nektar oder Pollen in ihnen zu sammeln, wobei sie unbewußt deren Bestäubung vermitteln. — Harze bieten den Pflanzen, die sie führen, den Vorteil, daß sie an der Luft erstarren und so den raschen Abschluß einer entstandenen Wunde bewirken können.

Der Wundverschluß soll auch durch die kautschukartigen Substanzen, die in den Milchsäften mannigfacher Pflanzen vertreten sind, gefördert werden, doch gehen die Ansichten darüber noch auseinander. Sein milchiges Aussehen verdankt der Milchsaft eben diesen kautschukartigen Stoffen, die in ihm in Gestalt winziger, erst bei starker Vergrößerung sichtbarer Kügelchen suspendiert sich zeigen. Man weiß jetzt, daß im Kautschuk ein „ungesättigter Kohlenwasserstoff“ von hohem Molekulargewicht, zudem ein kolloidaler Körper vorliegt. Es sind ungeheure Werte, die heute der Kautschuk einschließlich der ihm nächst verwandten Guttapercha und Balata repräsentiert, und das Gebiet seiner Verwendung wächst noch in solchem Maße, daß die Anstrengungen begreiflich erscheinen, die seit längerem schon gemacht werden, um ihn künstlich, d. h. auf dem Wege chemischer Synthese, außerhalb des pflanzlichen Organismus, herzustellen. Das ist nun F. Hofmann und auch C. Harries durch Polymerisation des leichtflüssigen Kohlenwasserstoffes Isopren gelungen, ohne daß sich zurzeit voraussagen ließe, ob dieses künstliche Produkt in Wettbewerb mit dem natürlichen wird treten können. Als Kautschukpflanzen kommen die Familien der Euphorbiaceen, Urtikaceen, Apozynaceen vornehmlich in Betracht,

Guttapercha und Balata werden von Sapotazeen geliefert. Da der Milchsaft in diesen Pflanzen weitverzweigte, zusammenhängende Röhrensysteme füllt und unter dem Druck von gespannten Membranen steht, so tritt er bei Verletzungen aus der Wunde hervor. So kann er auch ein Schutzmittel durch die giftigen Stoffe, vornehmlich Alkaloide, die er öfters führt, abgeben.

**Glykogen.** Auch Glykogen, ein Polysaccharid, das man früher für ein spezifisch tierisches Stoffwechselprodukt hielt, und das, weil in der Leber der Tiere besonders reichlich vertreten, den Namen „Leberstärke“ erhielt, konnte durch Léo Errera in den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs in reichlichen Mengen nachgewiesen werden. Es scheint für die Pilze eine ähnliche Bedeutung zu haben, wie Stärke und Zucker für die höher stehenden Gewächse. Im tierischen Körper wird es synthetisch aus Monosacchariden aufgebaut, in welche das komplizierte Molekül der als Nahrung aufgenommenen, pflanzlichen Kohlenhydrate zuvor zerlegt wurde.

**Enzyme, Fermente.** Enzyme (Fermente)\* haben wir schon oft zu nennen gehabt. Je mehr unsere Kenntnisse fortschreiten, um so bedeutender erscheint die Rolle, die wir diesen Katalysatoren in den Lebensvorgängen zusprechen müssen. Würden sie nicht in die mit diesen verknüpften chemischen Prozesse eingreifen, so wäre, bei der in den Organismen herrschenden Temperatur, ihr Gang so langsam, daß das Leben zum Stillstand kommen müßte. Die lebenden Wesen verfügen über ein noch vor kurzem nicht geahntes Rüstzeug solcher Enzyme, welche ihr Protoplasma nach Bedarf bilden, deren Menge es den Umständen gemäß regulieren, deren Wirkungen es nötigenfalls durch „Antienzyme“ aufheben kann. Es werden nicht etwa verschiedene Umsetzungen durch dasselbe Enzym bewerkstelligt, vielmehr benutzt der Protoplast für einen jeden biochemischen Vorgang ein besonderes Enzym. Die Enzyme sind, wie sich W. Palladin ausdrückt, die wichtigsten Arbeiter im Dienste des Protoplasmas. Das haben wir bereits für eiweißspaltende Enzyme, für Diastase, Invertin, Inulase, Myrosin, Emulsin, Lipase erfahren. E. Buchner hat sogar ein Atmungsenzym, die Zymase, aus der Hefe befreit, und W. Palladin sucht zu begründen, daß auch die Atmung der höheren Pflanzen nur eine Summe fermentativer Vorgänge darstelle. Und so mehrt sich dauernd die Zahl der Lebensprozesse, für die das Eingreifen der Enzyme festgestellt ist und eröffnet überaus fruchtbare Ausblicke in die Zukunft. Von großer Tragweite ist die Tatsache, daß man mit Enzymen, die man den lebenden Wesen abgewonnen hat, die Vorgänge, die sie in deren Körpern einleiten, auch außerhalb derselben zu veranlassen vermochte. So verwandelt die in den Pflanzen sehr verbreitete Diastase, wie früher schon angegeben wurde, Stärkekleister in Zucker; man kann mit proteolytischen Enzymen, die man den Organismen entzogen hat, Eiweißkörper spalten; ja, es machte E. Buchner im Jahre 1897 die fundamentale Entdeckung, daß sich mit Zymase eine Zuckerlösung in alkoholische Gärung versetzen läßt. Bei entsprechender Behandlung vermag man eine Pflanze zu töten, ohne daß ihre Enzyme unwirksam werden; oder man zerstört nach Wunsch auch diese, so wenn man die Temperatur bis auf 100° erhöht. Solche tote Pflanzen, in

welchen die Enzyme nicht mehr wirksam sind, hat man vorgeschlagen als „abgestorben“, im Gegensatz zu „abgetöteten“, bei denen sie noch wirken, zu bezeichnen.

Man neigt dazu, die allermeisten der in den lebenden Wesen wirksamen Enzyme für den Eiweißstoffen nahe verwandte Verbindungen zu halten, doch ist bis jetzt keines von ihnen mit voller Sicherheit synthetisch dargestellt. Die Synthese mancher Enzyme könnte tief in unsere ökonomischen Verhältnisse eingreifen. Die wichtigste Eigenschaft der Enzyme ist, daß sie bestimmte chemische Vorgänge beschleunigen. In chemischen Laboratorien sucht man diesen Effekt durch erhöhte Temperaturen zu erreichen. Das kann die Pflanze nicht, da sie solche Temperaturen nicht ertragen würde. So sind denn die Enzyme für sie von unschätzbarem Wert. Sie wirken in minimalen Mengen ein, ohne bei dieser Wirkung sich selbst aufzubrauchen, und sie werden, ebenso wie das Wesen, in dem sie sich betätigen, durch Erhitzung auf 75° C dauernd unwirksam gemacht, entsprechen also ganz seinen Lebensbedingungen. — Durch bestimmte, theoretische Erwägungen geleitet, hat sich J. Rosenthal\* die Frage gestellt, ob nicht durch elektrische Schwingungen von geeigneter Wellenlänge sich ähnliche Zerlegungen hochkomplizierter Stoffe, wie sie Enzyme bewirken, würden durchführen lassen. Das Ergebnis der Versuche fiel positiv aus und eröffnet uns nunmehr neue Einblicke in die physikalische Chemie dieser merkwürdigen Körper. Die verschiedensten, hochkompliziert gebauten Stoffe, welche durch Enzyme hydrolytisch spaltbar sind, werden in ganz entsprechender Weise durch die Einwirkung elektromagnetischer Schwingungen zerlegt. Dabei zeigte es sich, daß für jeden Stoff bestimmte Frequenzen dieser Schwingungen wirksam sind. Eine für Stärke wirksame Frequenz liegt zwischen 440 und 480 Schwingungen in der Sekunde. Ist die passende Frequenz getroffen, so wird der dicke Stärkekleister nach J. Rosenthals Schilderung dünnflüssiger, die großen Klumpen zerfallen in einen feinkörnigen Schlamm, dessen Körnchen sich senken und von einer fast klaren Flüssigkeit abscheiden. Letztere wird anfangs bei Zusatz von Jod noch rein blau, in späteren Stadien rosenrot, endlich bleibt sie ganz ungefärbt. Die gewöhnlichen Zuckerproben fallen anfangs vollkommen negativ aus, dann treten sie andeutungsweise auf, später werden sie ganz deutlich. Dabei wird dieselbe Reihenfolge in den auftretenden Zuckerarten eingehalten wie bei der Enzymwirkung, zuerst Maltose, dann Traubenzucker.

Zum Gegenstand eindringlicher Untersuchungen, die besonders von Oxydasen. R. Chodat ausgingen, wurden in letzter Zeit auch die oxydierenden Wirkungen von Pflanzensäften, für die man bestimmte, als Oxydasen bezeichnete Stoffe verantwortlich macht. Solche Oxydasen sollen Sauerstoff absorbieren, Sauerstoff auch auf andere Substanzen übertragen und so in den Chemismus der lebenden Zelle eingreifen.

Die Stoffe, die der Protoplast zum Aufbau seiner Hüllen, also der pflanzlichen Membranen verwendet, scheidet er an seiner Oberfläche aus. Nur äußerst dünne Wandungen sind es, von welchen embryonale Zellen umgeben werden. Auch ausgewachsene Zellen pflegen ihre Membranen nicht stark zu

Zellhaut,  
Membran.



Wachstum  
der Membran.

verdicken, sofern sie an den Lebensvorgängen sich lebhaft beteiligen sollen. Anders wenn sie bestimmt sind, ihre Tätigkeit stark einzuschränken oder abzusterben, während ihren Wandungen eine dauernde, mechanische Aufgabe zu fallen soll. Dann fährt der Protoplast fort, Membranstoffe auszuscheiden und verdickt die Zellwandung ganz bedeutend, unter Umständen fast bis zum vollen Schwund des ursprünglichen Zellraumes. Eine stärker verdickte Zellwand pflegt Schichtung zu zeigen, was dadurch veranlaßt ist, daß der Protoplast die Lamellen, aus denen sie aufgebaut wurde, nacheinander ausschied, um sie den schon vorhandenen hinzuzufügen. Dieses Verfahren wird als Wachstum durch Anlagerung, oder Apposition, bezeichnet, ein Wachstumsvorgang, der es nicht ausschließt, daß neue Membranteilchen in schon vorhandene Lamellen eindringen, um sie zu verdicken. Dann liegt Wachstum durch Einlagerung, oder durch Intussuszeption vor. Auch andere Stoffe als die ursprünglichen können auf solche Weise in eine Zellwandung gelangen und ihre früheren Eigenschaften verändern. Durch Anwendung von Mitteln, welche eine Quellung der Zellwände veranlassen, etwa starker Säuren und Alkalien, kann man ihre Schichtung deutlicher machen. Dann erinnert das erhaltene Bild nicht selten an jenes, das uns die Stärkekörner in ihrer Schichtung darboten. Öfters lassen stärker verdickte Zellwände, die man von der Fläche aus betrachtet, auch eine schräge Streifung erkennen, wobei die Streifen aufeinander folgender Schichten entgegengesetzt geneigt sein können, so daß sie einander, sofern man sie gleichzeitig sieht, im Bilde schneiden. Aus solchen Sondierungen im Innern der Zellhäute lassen sich gewisse Schlüsse auf ihre innere Organisation ziehen, und diese Schlüsse werden unterstützt durch das Verhalten, welches solche Zellhäute bei der Quellung zeigen. Da wird das Wasser nicht gleichmäßig zwischen ihre Membranteilchen eingelagert, vielmehr in ungleicher Menge, nach den verschiedenen Richtungen des Raumes. So kommt es, daß ein Steigen oder ein Sinken des Wassergehalts in den Zellwänden unter Umständen zu hygrokopischen Bewegungen führt.

Wand-  
verdickung.

In Zellen, die untereinander zu einem Gewebe verbunden sind, erscheint es fast selbstverständlich, daß die Wandverdickung zentripetal fortschreitet. Denn die Innenseite der Membran ist es ja, die in jeder Zelle im Kontakt mit dem Protoplasten steht, der sie aufbaut. Die Vorgänge der Intussuszeption ermöglichen tatsächlich aber auch eine Verdickung der Wand an ihrer Außenseite. Diese wird sich im besonderen an einzelligen Organismen, oder an den Außenwänden der vielzelligen, bzw. auch an der Außenseite ihrer inneren Zellen, wenn diese frühzeitig aus dem gegenseitigen Verbande treten, einstellen können. In allen solchen Fällen kann das Intussuszeptionswachstum zur Bildung äußerer Höcker, Warzen oder sonstiger Erhebungen führen. Besonders regelmäßig und reichlich werden diese an der Oberfläche von Sporen und Pollenkörnern ausgebildet, für deren Trennung die Mutterpflanze frühzeitig sorgt und sie dann mit Membrananhängseln versieht, die ihre Verbreitung fördern sollen. Im besonderen kommt das den durch Insekten beförderten Pollenkörnern zugute, die dann um so besser an dem Tierkörper haften. Es gibt übrigens auch Sporen, die

kompliziert gebaute Membranen nicht mit Hilfe von Intussuszeptionswachstum, sondern durch Auflagerung von außen erhalten. So verfahren beispielsweise die Wasserfarne (Hydropterideen), um ihre Sporen entsprechend auszurüsten. Für die Wandverdickung von außen sorgt da eine innere, protoplasmatische Zellschicht des Sporenbehälters, deren Protoplasten frei werden und zu einer Art Plasmodium miteinander verschmelzen, das sich um die jungen Sporenanlagen legt. Dieses Plasmodium umhüllt nun die Sporen mit Außenhäuten, die dem Schutz und der Anheftung dienen, unter Umständen auch kunstvolle Schwimmapparate darstellen.

Unter den Stoffen, die der pflanzliche Protoplast zum Aufbau seiner Membran verwendet, ist die Zellulose am stärksten vertreten. Man nahm früher an, daß die Zellulose ein ganz ausschließlich pflanzliches Erzeugnis darstelle, bis es gelang, sie auch in verhältnismäßig hoch organisierten Tieren nachzuweisen, und zwar im Mantel der Seescheiden (Aszidien). — Daß an den Grenzen der beiden Reiche die Zellulose ebensowenig wie andere Merkmale zur sicheren Unterscheidung von Tieren und Pflanzen dienen kann, ging aus unseren früheren Erörterungen schon hervor. Auch die Zellulose ist ein Kohlenhydrat. Sie hat somit dieselbe empirische Formel  $C_6H_{10}O_5$  wie die Stärke und wie andere Kohlenhydrate, mit denen wir uns zuvor befaßt haben, d. h. sie besteht aus einer Verbindung von 6 Atomen Kohlenstoff mit 10 Atomen Wasserstoff und 5 Atomen Sauerstoff. Eine solche empirische Formel gibt nur die qualitative und quantitative Zusammensetzung der betreffenden Verbindung an, ohne über ihre rationelle Formel, d. h. ihre Konstitutionsformel etwas auszusagen. Erst eine solche klärt uns über die Natur der Verbindung auf, d. h. über die Gruppierungsweise der Elementaratome, wie sie die Chemie nach dem derzeitigen Stand unseres Wissens annimmt. Seitdem in die Konstitution der Kohlenstoffverbindungen ein tieferer Einblick gewonnen worden ist, und man die Reihenfolge in der gegenseitigen Bindungsweise der das Molekül zusammensetzenden Atome, sowie die als Struktur gedachte Art ihrer Verkettung im Molekül, erkannt zu haben meint, bedient man sich für sie auch der Strukturformeln. Diese stellen somit dar, in welcher Anzahl und gegenseitigen Bindungsweise die Atome der gegebenen Elemente das Molekül der in Betracht kommenden Verbindung zusammensetzen. Der Weg zu solchen Formeln ist durch Emil Fischer auch für Kohlenhydrate angebahnt. Doch handelt es sich dabei um so schwierige, chemische Probleme, daß wir auf sie hier nur hinweisen können. Für uns genüge es zu wissen, daß auch die Zellulose wie die Stärke ein Polysaccharid ist, d. h. eine große Zahl von Zuckermolekülen, und zwar Traubenzuckermolekülen, in ihrem Molekül vereinigt. Genau wie die Stärke spaltet sich auch die Zellulose bei Behandlung mit Säuren in Traubenzucker auf. Entsprechend der Aufgabe, die sie im pflanzlichen Organismus zu lösen hat, ist sie aber wesentlich widerstandsfähiger als die Stärke. Durch Jodlösungen wird sie braungelb gefärbt; nach Vorbehandlung mit Schwefelsäure, Phosphorsäure oder Chlorzinkjod stellt sich aber blaue Jodreaktion ein. In frisch bereitetem Kupferoxydammoniak löst sich die Zellulose auf. Man kann

sich hiervon leicht überzeugen, indem man reine Baumwolle in ein solches Reagens taucht. Aus dieser Lösung kristallisiert sie in dendritischen Gebilden oder in Sphäriten aus.

Die Membranen älterer, den Körper der höher organisierten Gewächse aufbauenden Gewebe bestehen nicht aus reiner Zellulose, enthalten vielmehr auch andere Membranstoffe. Unter diesen kommt eine besondere Bedeutung den Pektinstoffen zu, über deren chemische Natur man nicht ganz im klaren ist, die jedenfalls aber mit Pentosanen und Hemizellulosen, die man aus den pflanzlichen Membranen gewonnen hat, nahe zusammenhängen. Die Pentosane lassen sich durch Hydrolyse in Pentosen, Zuckerarten mit fünf Kohlenstoffatomen im Molekül, die Hemizellulosen, im Gegensatz zur Zellulose, nicht in Traubenzucker, sondern andere Zuckerarten, meist in Galaktose, Mannose oder in Arabinose spalten. Zudem ist die Spaltung der Hemizellulosen durch Säuren leichter als jene der Zellulose zu bewerkstelligen. Für die Pektinstoffe gelten gewisse Tinktionen, die man an mikroskopischen Schnitten vornimmt, für bezeichnend, so im besonderen die intensive Färbung mit Rutheniumrot. Die Pektinstoffe sollen es sein, welche die gallertartigen Substanzen liefern, aus denen wir für Herstellung unserer Fruchtgelees Nutzen ziehen. — In ältere Zellhäute pflegen mineralische Bestandteile eingelagert zu werden, vor allem Kalk- und Kieserverbindungen. An der Oberfläche mancher Pflanzen, so der Schachtelhalme, enthalten die Zellwände so viel Kieselsäure, daß ihr vollständiges Kieselskelett zurückbleibt, wenn man peripherische Schnitte glüht. Daraus erklärt es sich, daß man Schachtelhalme zum Scheuern und Polieren benutzen kann. Die Härte solcher verkieselter Zellhäute schützt sie vorzüglich gegen Tierfraß und das Eindringen von Parasiten. — In allen Zellhäuten, die

Verholzung. man als verholzt zu bezeichnen pflegt, sind besondere Stoffe vertreten, durch welche die Zellulosereaktion mehr oder weniger vollständig verdeckt wird, und die ihrerseits charakteristische Reaktionen bedingen, die als Holzstoffreaktionen gelten. Diese rühren vornehmlich von sog. aromatischen Verbindungen, d. h. Benzolderivaten her, deren Sonderung auf bedeutende Schwierigkeiten stößt und daher noch immer einander widersprechende Auffassungen zeitigt. Man braucht, um sich hiervon zu überzeugen, nur einen Blick in jenen umfangreichen Abschnitt der von Friedrich Czapek verfaßten „Biochemie der Pflanzen“ zu werfen, der dem Zellhautgerüst der Pflanzen gewidmet ist. Fr. Czapek hat einen aromatischen Aldehyd, den er Hadromal nennt, aus den verholzten Zellwänden isoliert und führt auf diesen Stoff die Holzstoffreaktion zurück. Dieser Stoff bildet nur wenige Prozente der in Betracht kommenden Membranen, 50 bis 60 Prozent ihrer Masse besteht aus Zellulose, etwa 20 Prozent aus pektinartigen Substanzen, und dazu kommen noch die Ligninsäuren, die man ebenfalls für charakteristische Bestandteile der Verholzung ansieht, und die durch ihre sauren Eigenschaften sich auszeichnen. Der Holzchemie sind auch aus praktischen Gründen zahlreiche Mitarbeiter zugeführt worden, wegen der vielseitigen Verwendung, die das Holz in der Technik findet. Zu dieser gehört jetzt auch die Papierindustrie. Aus dem Material, welches das Holz



zu diesem Zwecke liefert, muß aller Holzstoff entfernt werden, denn davon hängt die Güte des Papiers ab. Bei Anwesenheit von Holzstoff stellen sich im Papier die Farbenreaktionen ein, die man auch sonst zur Feststellung der Verholzung verwendet. Eine mit Salzsäure und hierauf mit 0,5prozentiger, alkoholischer Phlorogluzinlösung betupfte Stelle wird purpurrot gefärbt, mit 1prozentiger Lösung von schwefelsaurem Anilin nimmt sie intensiv gelbe Färbung an. Ist gut gebleichte Holzzellulose zur Herstellung des Papiers benutzt worden, so stellen sich diese Farbenreaktionen an ihm nicht ein. — Behandeln wir Querschnitte aus verholzten Pflanzenteilen in ebensolcher Weise, so werden wir die Holzstoffreaktion besonders an den „Mittellamellen“ zwischen den Zellen und an der Hauptmasse der sich ihnen anschließenden Wandverdickung hervortreten sehen. Eine innerste, dünne Verdickungsschicht dürfte sie hingegen überhaupt nicht oder nur in schwachem Maße zeigen. Bei Einwirkung von Chlorzinkjodlösung auf solche Schnitte färbt sich diese innerste Verdickungsschicht öfters violett und zeigt so ihren Zellulosecharakter direkt an. Die übrigen Verdickungsschichten nehmen gleichzeitig eine gelbbraune Tinktion an, so wie sie verholzten Membranen zukommt. Wenn sich, wie in dem hier angenommenen Falle, die aufeinander folgenden Schichten einer verdickten Zellwand deutlich gegeneinander abheben, so pflegt man die der Mittellamelle anliegende, starke Verdickungsschicht als sekundäre, die auf sie folgende schwache, innere als tertiäre zu bezeichnen. So trifft man die Verhältnisse ziemlich allgemein im Holz unserer Holzgewächse an. — Die Mittellamellen der Gewebe aller höher organisierten Gewächse zeichnen sich durch den Reichtum an jenen Stoffen, die wir als Pektinstoffe bezeichnet haben, aus. In unverholzten Geweben erleichtert die verhältnismäßig größere Löslichkeit der Pektinstoffe die stellenweise Trennung der Zellen voneinander in dem Maße, als es das Durchlüftungsbedürfnis verlangt. In manchen reifenden Früchten kann es auf diesem Wege zu einer mehr oder weniger vollständigen Isolierung der Zellen kommen, das Gewebe wird „mehlig“. — Auch bei starker Verdickung und Verholzung bleiben die pflanzlichen Membranen für Wasser durchlässig und quellbar. Auf der großen Festigkeit und Elastizität, die solchen Zellwänden eigen ist, beruht der große Nutzen, den wir aus dem Holze ziehen. An Biugsamkeit und Zähigkeit kann die Holzfaser noch von den besonders stark verdickten, zumeist schwächer verholzten Bastfasern überboten werden. Daher uns letztere für die Herstellung von Geweben von unersetzlichem Wert sind. Was eine Landpflanze mit Hilfe ihrer verdickten Zellwände mechanisch zu leisten vermag, das zeigt sie an, indem sie einen Roggenhalm 1500 mm hoch werden läßt, während seine Dicke nur 5 mm beträgt. Dabei läßt sie diesem Roggenhalm die schwere Last der Ähre tragen. Unsere menschlichen Bauten reichen an eine solche Leistung bei weitem nicht heran.

Zellwände, die den Pflanzenkörper an seiner Oberfläche schützen sollen, oder bestimmte Zellen oder Gewebe in seinem Innern abzuschließen haben, werden mit Kutin imprägniert. — Im Korkgewebe, das den äußeren Schutz älterer Pflanzenteile übernimmt, oder das eine Wunde decken soll, sind die Zellwand-

Kutinisierung  
und Verkorkung.

schichten gleich bei ihrer Anlage suberinhaltig. — Kutin und Suberin stellen chemisch sehr nahe verwandte Stoffe dar, an deren Bildung Fettsäuren besonders sich beteiligen. Beide Stoffe sind besonders schwer durchlässig für Flüssigkeiten, so, daß ihnen der Schutz gegen Verdunstung an der Oberfläche der Pflanzenkörper übertragen wurde.

Hemizellulosen  
als Reservestoffe.

Die Hemizellulosen, die uns bereits beschäftigt haben, kommen meist als Mannane und Galaktane, im Gegensatz zu den anderen Membransubstanzen, nicht allein für Festigungszwecke, sondern auch als Reservestoffe in Betracht. Manche Pflanzen deponieren sie als Verdickungsschichten der Zellwände in ihren Samen. So vor allem die Palmen. Wir bekommen sie zu sehen, wenn wir beispielsweise dünne Schnitte aus einem Dattelnkern untersuchen. Sie erscheinen glänzend weiß. Daß sie zugleich sehr hart sind, merken wir beim Schneiden. Letzteres trifft im besonderen für das „vegetabilische Elfenbein“ zu, das Gewebe der Samenkerne der Elfenbeinpflanzen, der Gattung *Phytelephas*. Man importiert diese Kerne in bedeutender Menge aus Südamerika, um aus ihnen Manschettenknöpfe und dergleichen zu dreheln. Bei der Keimung solcher Samen werden ihre sekundären, aus Hemizellulose bestehenden Verdickungsschichten aufgelöst, so daß schließlich nur die primären Zellwände unverbraucht zurückbleiben. Verdickungsschichten aus Hemizellulose für Reservezwecke bilden auch manche unserer Bäume in ihren Holzfasern aus, so der in unseren Gärten allgemein verbreitete „Goldregen“ (*Cytisus Laburnum* L.), die Feldulme (*Ulmus campestris* L.) oder der weiße Maulbeerbaum (*Morus alba* L.). Solche Verdickungsschichten haben knorpelig-gallertartige Beschaffenheit. Sie werden im Herbst in den Holzfasern gebildet, dann im Frühjahr wieder aufgelöst und als Reservestoff verbraucht.

Chitin.

Eine Überraschung, die fast noch größer war als jene des Nachweises von Zellulose bei höher organisierten Tieren, brachte die Entdeckung des Chitins bei Pilzen. Das Chitin, das man schon 1823 im Panzer der Gliederfüßer (Arthropoden) nachgewiesen hatte, galt als ausschließlich tierischer Membranstoff. Jetzt steht es fest, daß ein ihm jedenfalls sehr ähnlicher Stoff den verbreitetsten Bestandteil der Zellhaut der Pilze darstellt. In ihr ist es mit anderen noch wenig bekannten Kohlenhydraten vereinigt. Es handelt sich beim Chitin um einen stickstoffhaltigen, komplizierten Körper, dem ein „am Stickstoff azetyliertes Polysaccharid“ zugrunde liegt. Diesem schwierigen, chemischen Problem können wir hier nicht nachgehen und wollen nur hinzufügen, daß das Chitin mit Jodjodkaliumlösung intensiv braunrot wird und mit Chlorzinkjodlösung sich violett färbt. Auf Grund dieses letzten Verhaltens hat man oft auf Zellulose in den Objekten geschlossen.

Gasbewegung  
durch  
Membranen.

Aus den Versuchen von Wiesner und Molisch\* hat sich ergeben, daß die Gase sich durch Membranen nur auf dem Wege der Dialyse oder Osmose, wie etwa auch durch eine feuchte Tierblase, bewegen, und zwar um so leichter, je stärker diese von Wasser durchtränkt sind. Bei diesem Vorgange werden die Gase in der Membran absorbiert oder gelöst. Am leichtesten bewegen sie sich durch die Membranen untergetauchter Pflanzenteile. Unverkorkte und

unverholzte Membranen lassen im trocknen Zustande keine Gase auf dem Wege der Osmose durch, hingegen ist die Diffusion der Gase auch durch trockne verholzte und verkorkte Membranen möglich, d. h. derjenige Durchgang, bei welchem die Membran sich ganz indifferent, nicht anders etwa als eine poröse Tonzelle verhält. So kommt es, daß verkorkte und kutinisierte Membranen an der Luft befindlicher Pflanzenorgane erfolgreich gegen Verdunstung schützen, ohne den Gasaustausch völlig zu hindern. Bei dem Durchtritt von Flüssigkeiten durch die Membranen einer Pflanze haben wir es nur mit osmotischen Vorgängen zu tun. Wie wir schon früher erfahren haben, sind es nur die Kristalloide, welche die Membranen durchdringen können, die Kolloide vermögen es nicht.

Es tritt nunmehr die Aufgabe an uns heran, die Fortpflanzung der Proto- Zellbildung. plasten zu erörtern. Es wird sich zeigen, daß die Vorgänge, an welche die Entstehung neuer Zellen geknüpft ist, in engster Beziehung stehen zu allen Fragen der Befruchtung und Vererbung, das ganze Problem somit im Zusammenhang behandelt werden muß.

Zunächst ist vorzuschicken, daß die Zeiten vorüber sind, in welchen man einen Abschnitt der Zellenlehre mit der Schilderung solcher Fälle beginnen konnte, wo „Zellen ohne Einfluß einer schon vorhandenen Zelle“ entstehen. So stand das noch zu lesen in den „Grundzügen der Wissenschaftlichen Botanik“ von M. J. Schleiden, einem Lehrbuch, das in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts veröffentlicht wurde, rasch mehrere Auflagen erlebte, seinen Erfolg auch verdiente, da es tatsächlich einen großen Fortschritt in der Entwicklung unserer wissenschaftlichen Botanik bedeutet. Damals war „Urzeugung“ oder „Generatio spontanea“ eben ein Begriff, mit dem man noch operieren konnte, und demgemäß schilderte M. J. Schleiden, wie in gärfähigen Flüssigkeiten ein Kügelchen stickstoffhaltiger Substanz entstehe, eine Höhlung erhalte, zu einer fertigen Zelle heranwachse, sich mit einer Haut aus Zellstoff schließlich überziehe, ohne daß man den Zeitpunkt der Entstehung dieses ganzen Gebildes angeben könne. Heute wissen wir, daß, soweit wie das Gebiet unserer Erfahrung reicht, lebendige Substanz nur von schon vorhandener abstammt, eine unabhängige Neubildung neuer Wesen nicht stattfindet. Die Frage nach der Urzeugung lebendiger Substanz ist zu einem Problem theoretischer Erörterung geworden. Die meisten Biologen dürften der Ansicht sein, daß die lebendige Substanz auf einem gewissen Entwicklungszustand unseres Erdballs auftrat, als mit fortschreitender Abkühlung seiner Oberfläche die Bedingungen für ihre Entstehung sich einstellten, daß sie dann mit derselben Notwendigkeit sich einstellte, wie zuvor andere chemische Verbindungen einfacherer Zusammensetzung, daß die steigende Komplikation in der Wechselwirkung dieser ihr vorausgegangenen Stoffe schließlich zu ihrer Bildung führen mußte. Die wiederkehrende Vorstellung von einem kosmischen Ursprung der lebendigen Substanz, die von allem Anfang an von der leblosen verschieden, von Himmelskörper zu Himmelskörper durch Meteore übertragen worden wäre, hat meines Wissens

Das Problem  
der Urzeugung.



Biologen kaum gefesselt. Ihre Annahme stößt für diese auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Um Bestand zu haben und entwicklungsfähig zu sein, d. h. um den Ursprung der organischen Welt geben zu können, mußte die lebendige Substanz von Anfang an die Eigenschaft besitzen, in ihrer Umgebung fortzubestehen, zu wachsen, d. h. fremde, von ihr aufgenommene Stoffe in Substanz ihres Körpers zu verwandeln, sich fortzupflanzen, d. h. nach erfolgtem Wachstum durch Teilung zu vervielfältigen, endlich neue Eigenschaft zu erwerben und sie erblich auf die Nachkommen zu übertragen. Um zu leben, d. h. ihren Lebensbetrieb zu erhalten und um zu wachsen, d. h. neue körpergleiche Substanz zu bilden, mußten sie aber imstande sein, Kraftquellen der Umgebung für diese Arbeit dienstbar zu machen. Die Annahme, daß eine ursprüngliche, lebendige Substanz auch sofort chlorophyllhaltig hätte sein müssen, ist hingegen, wie wir bereits erfahren haben, heute nicht mehr nötig.

Geschichtliches  
zur Kernteilung.

In der Jetztzeit fehlen alle Anknüpfungen für eine weitere, spontane Neubildung von lebendiger Substanz. Wir haben nur noch mit der Entstehung lebender Wesen aus ihresgleichen zu rechnen. Doch auch nachdem dies feststand, schien noch die Vorstellung möglich, daß bei jeder Zellvermehrung der alte Kern der Mutterzelle aufgelöst werde, und die Kerne für die Tochterkerne neu entstehen. Das konnte auf botanischem Gebiete noch die Ansicht eines der allerbedeutendsten Vertreter im vorigen Jahrhundert, Wilhelm Hofmeisters, bis ans Ende der sechziger Jahre sein. Heute steht es für Botaniker, wie für Zoologen fest, daß auch ein Zellkern nicht neu entstehen kann, daß er vielmehr durch Teilung aus einem älteren hervorgeht, und daß ein gleiches für das Zytoplasma gilt.

Die Untersuchung der Protoplasten, die bis dahin an die lebendigen Objekte sich gehalten hatte, wandte sich in den siebziger Jahren dem fixierten und tingierten Zellinhalt zu. Das ermöglichte erst die Entdeckungen, die so schwerwiegend für unsere Erkenntnis alles Fortbestehens des Lebens werden sollten.

Als der Verfasser dieser Zeilen sich im Jahre 1874 dem Zellstudium zuwandte, bestanden nur ganz vereinzelte und zusammenhangslose Angaben über solche Kernbilder, wie sie ihm an fixierten Objekten zu Gesichte kamen, in zoologischen und botanischen Werken. Die Literatur, über die er in seinem 1875 erschienenen Buche „Über Zellbildung und Zellteilung“ zu berichten hatte, ließ sich für das Tierreich und Protistenreich auf 26 Seiten zusammenfassen. Heute könnte sie zahlreiche Bände füllen.\*

Es zeigten die neuen Untersuchungen vor allem, daß der Kern der Zelle, wenn er sich teilt, in seinem Innern ganz eigenartige Sonderungen durchmacht, und daß er es damit erreicht, daß seine Teilungsprodukte einander an Masse und Beschaffenheit völlig gleichen.

Der Schwerpunkt der Vorgänge, die sich bei der Fortpflanzung aller höher organisierten Wesen abspielen, liegt im Kern. An diesen müssen wir uns daher zunächst wenden, und ich will es versuchen, in gemeinverständlicher Form die entscheidenden Momente aus dem Gang der Erscheinungen herauszulösen, die er bei seiner Teilung darbietet.

Wir vergegenwärtigen uns zunächst den ruhenden Kern in den entsprechend fixierten und tingierten Präparaten, als einen mehr oder weniger kugeligen Körper von netzartigem Bau (Fig. 10, 1). Wir sehen kleine mehr oder weniger stark gefärbte „Chromatinkörnchen“ in dem ungefärbt gebliebenen

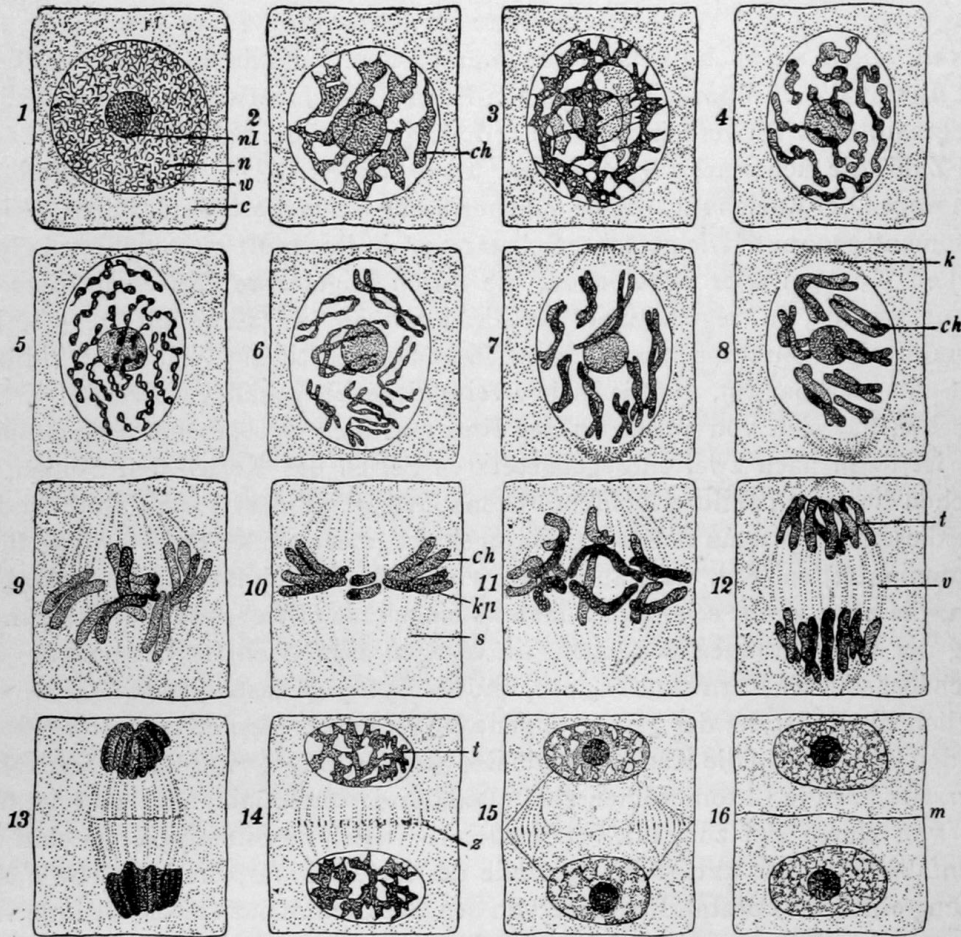


Fig. 10. Aufeinanderfolgende Stadien der typischen Kern- und Zellteilung aus dem embryonalen Gewebe einer höher organisierten Pflanze. Etwas schematisiert. Als Vorlage dienten Längsschnitte mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixierter Wurzelspitzen von *Najas marina*, nach Färbung mit Eisenhämatoxylin. *n* Kern, *nl* Nucleolus, *w* Kernwandung, *c* Zytoplasma, *ch* Chromosomen, *k* Polkappen, *s* Spindel, *kpl* Kernplatte, *t* Tochteranlage, *v* Verbindungsfäden, *z* Zellplatte, *m* neue Scheidewand. Die Chondriosomen sind bei solcher Fixierung und Färbung nicht sichtbar. In 1 der Kern in Ruhe. In 2, 3 und 4 fortschreitende Trennung der Chromosomen und Sonderung ihrer Substanz in dichtere und weniger dichte Abschnitte. In 6 die Längsspaltung der Chromosomen. In 7 und 8 die bereits gespaltenen Chromosomen werden allmählich kürzer und dicker; an den Kernpolen Anlage der Polkappen. In 9 Auflösung der Kernwandung, Bildung der Spindelfasern von den Polkappen aus und Einordnung der gespaltenen Chromosomen in die äquatoriale Kernplatte. In 10 fertiggestellte Kernplatte. In 11 beginnende Trennung der Tochterchromosomen in Richtung der Pole. In 12 die getrennten Tochterchromosomen in der Nähe der Spindelpole. In 13 bis 16 Bildung der Tochterkerne; in 13 und 14 zugleich Anlage der Verbindungsfäden mit Zellplatte, in 15 und 16 Ausbildung der neuen Scheidewand. Vergr. ca. 1000

„Linin“-gerüst verteilt und ein stark gefärbtes „Kernkörperchen“, oder mehrere solche, in dessen Maschen. Das Ganze wird von der zarten Kernwandung umschlossen. Das Gerüstwerk stellt sich als ein einheitliches Gebilde dar; doch kommt es bei Pflanzen häufig vor, daß sich die stärker färbbare Substanz an be-

stimmten Knotenpunkten vornehmlich angesammelt zeigt, daß diese Ansammlungen annähernd gleichmäßig durch den Kernraum verteilt sind und eine konstante Zahl aufweisen. — Soll nun ein ruhender Kern in den Teilungszustand eintreten, so beginnt eine Sonderung in seinem Gerüstwerk sich zu vollziehen. Es treten dichtere Stellen hervor, auf welche das übrige Gerüstwerk langsam eingezogen wird (2, 3). Wo Knotenpunkte im Gerüstwerk zuvor schon sich markierten, bilden sie auch die Orte der nunmehrigen Sammlung. Während dieser Zeit nimmt die Färbbarkeit der ganzen Kernmasse dauernd zu. Schließlich ist das gesamte Gerüstwerk in regenwurmformige Gebilde von bestimmter Länge und Zahl, die sich stark färben lassen, umgewandelt (4, 5). Diese Gebilde hat man wegen der Anziehung, die sie auf spezifische Kernfarbstoffe ausüben, „Chromosomen“ genannt. Die gefärbte Substanz ist in ihnen oft zu annähernd gleich starken Körnern oder Scheibchen, die durch ungefärbte Zwischenräume getrennt werden, in regelmäßiger Aufeinanderfolge angesammelt (4, 5). Die wurmförmigen Chromosomen flachen sich nun bandartig ab, und es wird in ihnen ein Spalt sichtbar (6), der sie in je zwei gleiche Längshälften zerlegt (7). Inzwischen hat sich von außen an der Kernwandung Zytoplasma angesammelt und ist dann nach zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns, den Stellen, an welchen die beiden Teilungspole entstehen sollen, gewandert (7, 8k). Dort sondert sich dieses Zytoplasma in Fasern, die an einem gemeinsamen Punkt, dem „Pol“, zusammentreffen (8k). Hierauf verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die zwar zuvor schon an Substanz eingebüßt hatten, weil sie zur Ernährung der Chromosomen beitrugen, im übrigen aber noch fortbestanden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf, und die Zytoplasmastrahlen wachsen, vermutlich die Substanz der geschwundenen Kernkörperchen hierzu verwendend, von den Polen aus in die Kernhöhle hinein, um, von entgegengesetzten Seiten her, einerseits auf die Chromosomen zu stoßen, andererseits einander zu begegnen und von einem Pol zum andern reichende Fasern zu bilden (9). Es sind das jedenfalls besonders aktive Bestandteile des Zytoplasmas, die in solche Faserbildung eintreten, Bestandteile, die von den Botanikern aus diesem Grunde vielfach mit dem Namen „Kinoplasma“ belegt wurden, während das übrige Zytoplasma, das vorwiegend nur Ernährungszwecken zu dienen scheint, den Namen „Trophoplasma“ erhielt. Das Kinoplasma läßt sich in solcher fadenförmigen Differenzierung mit Hilfe bestimmter Tinktionsmittel anders als das Trophoplasma färben. Die Botaniker wenden mit Vorliebe zu diesem Zweck nacheinander Safranin, Gentianaviolett und Orange an und erreichen so, daß dann in den Teilungsbildern der Kerne die Chromosomen sich rot, das faserförmige Zytoplasma violett, das übrige Zytoplasma braungelb gefärbt zeigen. Das glaubte ich hier einschalten zu müssen, damit man daraus ersehe, wie die modernen Hilfsmittel der Forschung es selbst einem Anfänger ermöglichen, Dinge unmittelbar wahrzunehmen, die auch dem bedeutendsten Forscher vor 40 Jahren verborgen bleiben mußten. Die auf die beiden Teilungspole zentrierten Fasern stellen zusammen eine spindelförmige Figur dar (9, 10), die demgemäß die Bezeichnung „Kernspindel“ erhielt. In die Äquatorialebene dieser Spindel werden



von den Spindelfasern die Chromosomen eingereiht, um die „Kernplatte“ oder „Äquatorialplatte“ zu bilden (10). An die eine Längshälfte jedes Chromosoms setzen die von dem einen Pol kommenden, an die andere die vom entgegengesetzten ausgesandten Spindelfasern an. Mit diesem Zustand sind die vorbereitenden Vorgänge der Kernteilung, die man „Prophase“ nennt, durchlaufen, und die „Metaphase“ ist erreicht. Diese hält länger als die anderen Stadien an; es ist, als wenn eine bestimmte Zeit dazu erforderlich wäre, um die fortschreitende Bewegung innerhalb des Teilungsvorgangs, welcher der Mutterkern bisher folgte, in jene rückschreitende zu verwandeln, die zur Bildung der beiden Tochterkerne führen soll. Diese Bewegungsrichtung wird mit der sich nunmehr einstellenden „Anaphase“ eingeschlagen. Die Längshälften jedes Chromosoms trennen sich voneinander (11) und bewegen sich in der Richtung der Pole (12). Man hat den Eindruck, daß es die Spindelfasern, an denen die Chromosomen haften, sind, die, sich zusammenziehend, die Tochterchromosomen nach ihrem Bestimmungsort befördern. Dafür spricht der Umstand, daß die Befestigungsstellen der Chromosomen polwärts voraneilen, was eine entsprechende Krümmung der Chromosomen zur Folge hat (12). Daher man die Spindelfasern, an welchen die Chromosomen befestigt sind, als „Zugfasern“ bezeichnet hat. Den Gegensatz zu ihnen bilden die „Stützfasern“, die von einem Pol zum andern reichen und so gewissermaßen das Gerüst bilden, das die Teilungspole in ihrer gegenwärtigen Lage festhält. Sind die Tochterchromosomen an ihren Bestimmungsort gelangt (12, 13), so beginnt die „Telophase“ des Kernteilungsvorgangs, die in rückläufigen, zum Gerüstwerk des Ruhezustandes hinleitenden Veränderungen genau das wiederholt, was der Mutterkern an fortschreitenden Veränderungen durchgemacht hat. Die Chromosomen rücken eng aneinander (13), und alsbald grenzt sich das umgebende Zytoplasma gegen sie durch eine Kernwandung ab. Nunmehr nehmen die jungen Tochterkerne an Größe zu, während sich ihre Chromosomen vakuolisieren (14), dadurch wabig werden und untereinander zu dem gemeinsamen Gerüstwerk des fertigen Kerns vereinigen (15, 16). In den jungen Tochterkernanlagen bilden sich auch neue Kernkörperchen (15), um schließlich ganz denselben Zustand wiederherzustellen, wie es der war, von dem unsere Schilderung ausging (16).

So vollziehen sich, in fast völlig übereinstimmender Weise, die Vorgänge der Kernteilung bei allen höher organisierten Pflanzen und Tieren. Der einzig wirklich auffallende Unterschied, den die Tiere darbieten, besteht darin, daß bei ihnen an den Polen der Kernspindeln geformte Gebilde individualisiert sind, die als Kraftzentren fungieren, als solche im Zelleib fortbestehen und zu Beginn jeder neuen Kernteilung, eine Zweiteilung erfahren, um an die Stellen zu rücken, welche zu den Polen der neuen Kernteilungsfigur werden sollen. Man bezeichnet sie meistens als „Zentrosomen“. Ihnen ähnliche Gebilde kommen auch in den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs vor. Weiter aufwärts konnte man sie dort aber nicht nachweisen, so eifrig man auch bemüht war, sie aufzufinden.

Ein solcher Kernteilungsvorgang wie der geschilderte wird, weil er mit fadenförmigen Sonderungen des Kerninhaltes verbunden ist, als „mitotischer“

Übereinstimmung der Kernteilungsvorgänge bei höheren Pflanzen und Tieren.

Direkte und indirekte Kernteilung.

oder als „Mitose“ bezeichnet, noch häufiger als „Karyokinese“ (von Karyon, Kern und Kinesis, Bewegung). Man spricht auch von „indirekter Kernteilung“, wenn man den Gegensatz zu „direkten“ Teilungsvorgängen, mit denen wir uns noch werden zu beschäftigen haben, und die auf einer einfachen Durchschneidung des sich teilenden Gebildes beruhen, betonen will.

Deutung der  
Vorgänge bei der  
indirekten Kern-  
teilung.

Vergegenwärtigen wir uns alle die Erscheinungen, welche eine solche Karyokinese darbietet, so wirft sich uns vor allem die Frage auf, warum der Vorgang dermaßen verwickelt sei. Wir können uns dabei durch die Vorstellung leiten lassen, daß er sich in einfacherer Weise vollziehen würde, läge nicht eine Notwendigkeit für diese Verwicklung vor. Bestünde der Kern aus einer gleichartigen Masse, so ginge sicherlich seine Halbierung ganz einfach in Form von Durchschnürung vor sich. Das lehren uns andere lebendige Gebilde des Protoplasten, die sich so verhalten, ja sein zytoplasmatischer Zelleib selbst. Wenn sich die Chromosomen für jede Karyokinese einzeln heraussondern, und jedes von ihnen halbiert wird, um die Tochterkerne übereinstimmend auszugestalten, so läßt sich daraus schließen, daß die Chromosomen untereinander verschieden sind, sonst brauchten nicht jedem Tochterkern die sämtlichen Chromosomen des Mutterkerns auf solchem Wege gesichert zu werden. Aber auch jedes einzelne Chromosom muß aus aufeinander folgenden, ungleichwertigen Teilen aufgebaut sein, denn wäre das nicht der Fall, so vollzöge sich seine Teilung in einfacherer Weise, der Quere nach. Folgen aber im Chromosom ungleichwertige Abschnitte aufeinander, so vermag nur eine Längsspaltung sie alle den Tochterchromosomen zu sichern. Ein einfARBiges, seidenes Band von übereinstimmender Breite und Dicke, das wir mit der Schere in zwei völlig gleiche Hälften zu teilen hätten, würden wir genau in halber Länge durchschneiden. Um von einem Band, das aus aufeinanderfolgenden Streifen verschiedener Stoffe zusammengesetzt wäre, zwei gleichwertige Hälften zu erhalten, müßten wir wie die Natur bei der Chromosomenteilung verfahren, und es der Länge nach in zwei gleich breite Hälften trennen. Es kompliziert die Natur sicherlich nicht in überflüssiger Weise den Kernteilungsvorgang. Sie schlägt vielmehr den einzigen Weg bei ihm ein, der zum Ziele führt. Und so darf es uns denn nicht wundernehmen, daß bei Tieren wie bei Pflanzen dieser Vorgang uns in übereinstimmender Weise entgegentritt.

Individualität  
der  
Chromosomen.

Wo Kernteilungen rasch aufeinanderfolgen, läßt sich feststellen, daß aus denselben Abschnitten des Kerngerüsts, die in der Telophase aus den einzelnen Chromosomen hervorgingen, in der nächsten Prophase dieselben Chromosomen sich wieder heraussondern. Das wird besonders auffällig in solchen Kernen, deren Chromosomen eine verschiedene Größe besitzen. Bei jeder Prophase tauchen sie aus dem Kerngerüst mit den gleichen Größenunterschieden wieder auf. Ist also das Gerüst eines ruhenden Kerns auch scheinbar gleichmäßig und zusammenhängend, die Chromosomen, die es aufgebaut haben, dauern in ihm fort, nur sind ihre Grenzen eben nicht zu erkennen. Doch lernten wir ja bereits auch solche ruhende Kerne kennen, in deren Gerüst Substanzansammlungen von bestimmter Zahl und Verteilung auf die Lage der einzelnen Chromo-

somen in dem gemeinsamen Verbande hinweisen. Die Lehre von der Individualität der Chromosomen\*, die auf solche Beobachtungen sich stützt, nimmt somit an, daß die Chromosomen durch alle aufeinanderfolgenden Kernteilungen fort dauern, ungeachtet dessen, daß man sie in ruhenden Kernen nicht geschieden sieht.

Die sorgfältigen Halbierungen, welche die Chromosomen bei der Kernteilung erfahren, mußten, bald nachdem sie bekannt wurden, auch den Gedanken erwecken, daß den Kernen eine wichtige Rolle bei der Vererbung zufalle. Denn diese Teilungsart erschien nur begreiflich bei der Annahme, daß sie allen Kerngenerationen in einem gegebenen Organismus die volle Zahl der ihm zukommenden und seine Eigenart bedingenden Erbanlagen zu sichern habe.

Da in beiden organischen Reichen Einkernigkeit der Protoplasten schon frühzeitig zur Regel wurde, so folgte daraus auch die Notwendigkeit, die Kern- und Zellteilungsvorgänge miteinander organisch zu verbinden. Auf solche Weise waren den beiden neuen Zellen, die aus der Teilung der alten Zelle hervorgingen, die ihnen notwendigen Kerne gesichert. Im Pflanzenreich mußte bei jedem Zellteilungsvorgang noch dem besonderen Umstand Rechnung getragen werden, daß eine feste Membran den Protoplasten umhüllt. Zwischen den neu entstandenen Tochterzellen galt es somit auch eine Scheidewand aus Zellhautstoff einzuschalten. Diese Aufgabe lösten die pflanzlichen Zellen mit Hilfe von „Phragmoplasten“. Um diese zu bilden, dringt körnchenfreies Zytoplasma zwischen die Stützfasern der Kernspindel (Fig. 10, 12), die als „Verbindungsfäden“ zwischen den beiden Tochterkernanlagen zurückblieben, ein und vermehrt ihre Zahl, indem es neue Fasern bildet (13, 14). Diese stimmen mit den älteren Verbindungsfäden in ihrem Verhalten überein, dürften somit auch aus jenem Zytoplasma bestehen, das wir als Kinoplasma bezeichnet haben. So kommt zwischen den beiden Tochterkernanlagen der Phragmoplast als tonnenförmiger, längsgestreifter Körper zustande; er erweitert sich an seinen Rändern und gewinnt dadurch linsenförmige Gestalt. In seiner Äquatorialebene schwellen die Fasern knötchenförmig an und erzeugen in solcher Weise die sogenannte Zellplatte (14). Die Knötchen dieser Zellplatte verschmelzen hierauf miteinander zu einer zusammenhängenden, zytoplasmatischen Hautschicht (15). Innerhalb dieser Hautschicht wird schließlich Membranstoff (16), und zwar, wie wir schon wissen, Pektinstoff, ausgeschieden, in Form einer zarten, mittleren Lamelle, durch deren Anlage eine Spaltung der ursprünglich einfachen Hautschicht in zwei Hautschichten bedingt wird. Hat der Phragmoplast während seiner Ausbreitung allseitig die Hautschicht der Mutterzelle erreicht, so setzt die neue Hautschicht, die in ihm entsteht, gleich im ganzen Umkreis an die alte an. Dann kann auch die neue Zellhaut sich gleich als vollständige Scheidewand der Mutterzellhaut anfügen. Wenn der Phragmoplast nicht den ganzen Querschnitt der Zelle ausfüllt, und das ist besonders in den mit einem Saft Raum versehenen Zellen, die sich noch teilen, der Fall, so führt er mitsamt den beiden Tochterkernen, an denen er haftet, seitliche Bewegungen aus, die ihn schließlich überall in der Teilungsebene mit der Hautschicht der Mutterzelle in Berührung bringen.



Von denjenigen Stellen, an welchen die Scheidewand bereits fertig ist, zieht der Phragmoplast sich zurück und ergänzt sie an ihren noch freien Rändern. Die Bildung der Scheidewand ist in solchen Fällen nicht eine simultane, sondern eine sukzedane.

Kernteilung in  
lebenden Zellen  
sichtbar.

Es gibt Haarzellen bei den höheren Pflanzen, die im lebenden Zustande einen annähernden Einblick in den Kernteilungsvorgang gestatten. Das war erwünscht, weil sich bei ihnen nachprüfen ließ, ob man sich aus den fixierten Zuständen eine richtige Vorstellung von der Aufeinanderfolge der Teilungsphasen gebildet habe.

Freie Kern-  
teilung und Viel-  
zellbildung.

Andere Vorgänge der Zellbildung, die uns in den Geweben der höher organisierten Pflanzen begegnen könnten, lassen sich von den eben geschilderten ableiten, sie würden uns somit nichts grundsätzlich Neues bieten. Doch auf einen, als „Vielzellbildung“ bezeichneten, Vorgang möchte ich eingehen, weil er ein historisches Interesse darbietet und in auffälligster Weise wieder lehrt, welche Vorteile aus den neuen Untersuchungsmitteln uns erwachsen sind. Nehmen wir etwa aus dem befruchteten, bereits merklich angeschwollenen Fruchtknoten der aus Persien stammenden Kaiserkrone (*Fritillaria imperialis*), die im ersten Frühjahr in unseren Gärten blüht, eine Samenanlage heraus und halbieren sie der Länge nach, so erblicken wir in ihrem Innern einen schon dem bloßen Auge sichtbaren Hohlraum. In diesem Hohlraum, der Embryosack heißt, hatte sich zuvor die Befruchtung vollzogen. Auf diesem Entwicklungszustand würden wir bereits in dessen oberem Ende eine junge, noch wenigzellige Keimanlage vorfinden. Außerdem enthält aber dieser Hohlraum einen Schleim, der aus der geöffneten Samenanlage herausfließt. In einem Wassertropfen, mikroskopisch untersucht, würde uns dieser Schleim kleine Körner vorführen, die zum Teil wie Kernkörperchen aussehen; wir bekämen in ihm auch freie Zellkerne zu sehen und zudem in Bläschen eingeschlossene Kerne. M. J. Schleiden glaubte nun in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts, hier die ganze Geschichte der Kern- und Zellbildung vor Augen zu haben: Neu entstandene Kernkörperchen, die eine Kernwandung erhalten und zu Kernen werden, und Kerne, um welche der Zelleib sich abgrenzt. Tatsächlich lag ihm nur ein in Desorganisation begriffenes, kernhaltiges Protoplasma vor. Heute fixieren wir den Zellinhalt solcher Samenanlagen, bevor wir sie schneiden, und stellen nun fest, daß in ihrer auffallend großen Embryosackzelle ein protoplasmatischer Wandbelag sich befindet, der zahlreiche Kerne führt. Seine Vielkernigkeit ist dadurch bedingt, daß der Teilung seines ersten Kernes eine Zellteilung nicht folgte, und daß auch weiterhin die Kerne fortführen, sich durch Teilung zu vermehren, ohne daß es zur Bildung von Scheidewänden zwischen ihnen kam. Der gehärtete, protoplasmatische Wandbelag läßt sich aus dem Embryosack befreien und erscheint dann wie ein zartes Häutchen, in welchem die Kerne gleichmäßig verteilt sind. Man läßt die Kerne durch entsprechende Färbung deutlicher hervortreten. Der Zufall kann es fügen, daß man sie in Teilung antrifft. Die Teilungen pflegen an dem einen Ende des Embryosackes zu beginnen und gegen das andere fortzuschreiten. Man hat daher alle Zustände der Teilung in solchen Fällen vor

Augen. Das sind äußerst anziehende Bilder, zudem lehrreich, da sie über die Aufeinanderfolge der Phasen keinen Zweifel lassen. Diese freien Kernteilungen dauern im gemeinsamen, protoplasmatischen Wandbelage des Embryosackes so lange fort, als dieser wächst. Erst wenn er seine volle Größe erreicht hat, umgeben sich seine Kerne mit kinoplasmatischen Strahlungen, denen die Rolle von Phragmoplasten zufällt, und die in ihrem Innern Scheidewände ausbilden, durch welche der protoplasmatische Wandbelag in entsprechend viel Zellen zerlegt wird (Fig. 11). Daher wird dieser Vorgang als Vielzellbildung bezeichnet. Es ist klar, daß er eine Art verkürzte Entwicklung darstellt, die, statt in entsprechend vielen Zellteilungen fortzuschreiten, zunächst nur mit freien Kernteilungen operiert und dann erst auf einmal die den Kernen entsprechende Zahl von Zellen bildet. Bei den Palmen erreicht der Embryosack oft eine ganz auffallende Größe, bevor er zur Zellbildung an seiner Wandung schreitet. Man braucht sich nur die Kokosnuß zu vergegenwärtigen, deren Embryosack auf diese Weise ein Volumen von 500 und mehr Kubikzentimetern erlangt. Er stellt auf solchem Zustand eine der allergrößten Zellen vor, deren das organische Reich sich rühmen kann. Dann finden die Vielzellbildungen an seiner Wandung statt, worauf die erzeugten Zellen durch fortgesetzte Zweiteilungen jene weiße Gewebeschicht erzeugen, die uns zu Gesicht kommt, wenn wir eine Kokosnuß öffnen. Wir haben dann vor Augen die harte Schale, die wir zerbrechen, und die als solche noch zur Fruchtwandung gehört, die ihrer Innenseite anhaftenden, gebräunten und abgestorbenen Reste der Samenschale sowie der Embryosackwandung, und auf diese folgend das sogenannte Endosperm, eben jene weiße, etwa einen Zentimeter starke Gewebeschicht, die mit Reservestoffen angefüllt ist. Man findet in ihren Zellen Aleuron und Öltropfen vor, auch Kristallnadelbüschel von auskristallisiertem Fett. Ist die Kokosnuß noch jung, so füllt „Kokosmilch“ ihre innere Höhlung aus. Diese Höhlung stellt den vom Gewebe nicht angefüllten Rest des ursprünglichen Safttraums der Embryosackzelle dar. Ihr Saft ist eine wässrige Emulsion von Fett und Eiweiß. — Embryosäcke, die weniger groß werden, pflegen sich mit Endosperm ganz auszufüllen. In solchen Pflanzenfamilien, welchen schmale, sich schlauchförmig während ihres Wachstums streckende Embryosäcke zukommen, geht die Endospermbildung nicht durch Vielzellbildung, sondern durch aufeinanderfolgende Zellteilungen von statten. So lassen sich direkte Anknüpfungspunkte für die phylogenetische Ableitung des aus Vielzellbildung hervorgehenden Endosperms von dem durch Zellteilung erzeugten gewinnen.

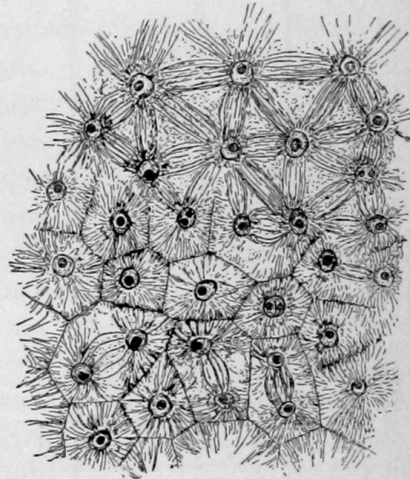


Fig. 11. Stück des protoplasmatischen Wandbelags aus dem Embryosack von *Reseda odorata*, bei beginnender Vielzellbildung. Der Vorgang schreitet von unten nach oben fort. Nach einem fixierten und tingierten Präparate.  
Vergr. 220.

Direkte  
Kernteilung.

Außer der indirekten Kernteilung gibt es im Pflanzenreich auch eine direkte. Es kommt ihr zwar nur eine begrenzte Verbreitung zu, doch theoretisch ist sie sehr lehrreich, denn sie zeigt uns, daß ein Kern sehr wohl imstande ist, sich zu teilen, ohne zuvor verschiedene Sonderungen durchzumachen. Er geht aber eine direkte Teilung nur unter solchen Umständen ein, die seine genaue Zerlegung in zwei völlig übereinstimmende Hälften nicht verlangen. In den Geweben mancher Pflanzen sind in unregelmäßiger Durchschnürung begriffene Kerne, sowie schon getrennte Produkte ihrer Durchschnürung, stets anzutreffen (Fig. 12). Das Kerninnere hat bei diesem Vorgang das Aussehen des Ruhezustandes. Die erzeugten Teilkerne brauchen nicht in ihrer Größe übereinzustimmen. Niemals ist ein solcher Teilungsvorgang mit einer Zellteilung verknüpft! Die Nachkommen des einen Kerns verbleiben in demselben Protoplasten. Der

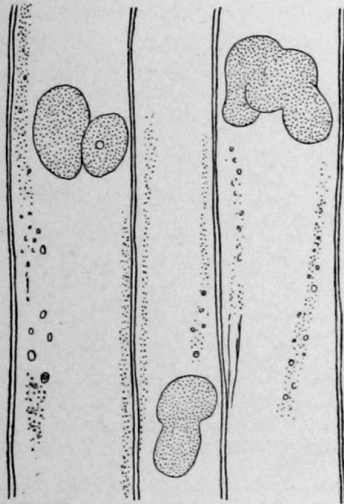


Fig. 12. Kerne älterer Zellen aus dem Stengel von *Tradescantia virginica*, in direkter Teilung. Vergr. 540.

Teilungsvorgang ist aber mit einer Massenzunahme der Kernsubstanz verbunden, und darauf kommt es allem Anschein nach nur an. Daß dem wirklich so ist, lehren uns in überzeugender Weise jene „Internodialzellen“ der Characeen, mit welchen wir uns schon einmal mit Beziehung auf Protoplasmaströmung befaßt haben. — Durch diese langen Internodialzellen werden bei den Characeen die aufeinanderfolgenden „Knoten“ getrennt. Den letzteren entspringen alle seitlichen Glieder der Pflanze, und sie allein sind überhaupt befähigt, neuen Anlagen den Ursprung zu geben. Im Gegensatz zu ihnen stellen die Internodialzellen die bevorzugten Erzeugungsstätten von Assimilaten dar; sie sind die Ernährer der Pflanze. Eine junge Zelle, die zur Internodialzelle werden soll, wächst auf das Mehrhundertfache in die Länge. Da ihr Protoplast bei solcher

Größenzunahme mit einem Kern nicht auskommen kann, so bildet er deren Tausende. Weil aber die betreffende Zelle nie mehr an Gestaltungsvorgängen teilnehmen, vielmehr nur Ernährungszwecken dienen soll, so vermehrt sie ihre Kerne auf dem Wege direkter Durchschnürung. Die in dem ersten Kern, von dem diese „Fragmentation“ ausging, enthaltenen Erbeinheiten haben, so dürfen wir jedenfalls annehmen, währenddessen keine Vermehrung erfahren, sie wurden auf die vielen sich trennenden Kerne verstreut. Andere Kernstoffe, darunter stark färbbare, die in ihrem Verhalten an die Substanz der Kernkörperchen erinnern, haben hingegen entsprechend an Menge zugenommen. Hieraus möchten wir schließen, daß die Kerne nicht nur die Träger erblicher Eigenschaften sind, sondern daß ihnen auch eine ernährungsphysiologische Aufgabe in den Protoplasten zukommt. Nur sofern ihren Teilungsprodukten alle Erbeinheiten gesichert werden sollen, führen sie jene Sonderungen bei der Teilung aus, die wir bei der Karyokinese kennen lernten. Ist es nur um nahrungsphysiologische Teilungen der Kernsubstanz zu tun, so genügen einfache Durchschnü-



rungen; sie gewährleiten augenscheinlich jedem Teilstück die Fähigkeiten, die es für diese Aufgaben braucht. Beziehungen der Kernsubstanz zu bestimmten Vorgängen im Zelleib ergaben sich auch aus Versuchen, in denen es gelang, einer aus einem Teilungsvorgang hervorgehenden Zelle, oder dem Teilstück einer Zelle, künstlich den Kern vorzuenthalten. Solche kernlose Protoplasten sind nicht imstande, Zellhautstoff zu bilden, ihr Chlorophyllapparat leidet bald, ihre Widerstandsfähigkeit nimmt ab, sie vermögen zwar noch zu atmen und in bestimmten Fällen auch Stärke zu bilden, doch hält ihr Leben nicht lange an. Die ernährungsphysiologische Tätigkeit des Kerns im Protoplasten läßt sich als vegetative der generativen gegenüberstellen, die er als morphologisches Gebilde bei den Gestaltungsvorgängen und der Fortpflanzung zu leisten hat. Auf vegetative Funktionen weist auch das Verhalten der Kerne in sezernierenden Zellen hin. Sie müssen zu dem Prozeß der Ausscheidung in Beziehung stehen, sonst würden im Pflanzenreich wie im Tierreich sezernierende Zellen nicht durch besonders große Kerne ausgezeichnet sein.

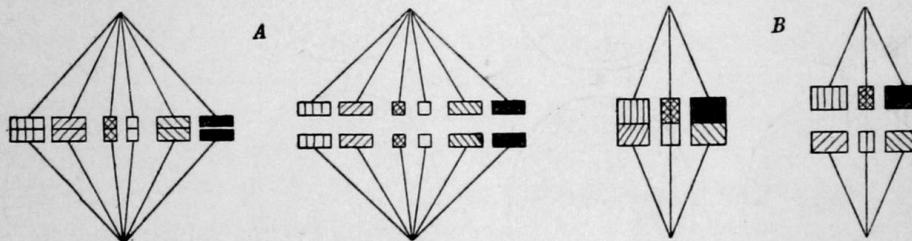


Fig. 12. In A schematische Darstellung der Äquationsteilung, in B der Reduktionsteilung. In A ist zu sehen, daß jedes längsgespaltene Chromosom für sich in die Kernplatte eingeschaltet wurde, und daß seine Längshälften sich hierauf trennen, um an die beiden Pole der Spindel zu gelangen. Die Chromosomen sind in dem angenommenen Falle ungleich groß, ihre Verschiedenheit durch die verschiedene Schattierung ausgedrückt. In B sieht man die Chromosomen von A paarweise zu Gemini vereinigt. Die Längsspaltung zeigt nur das mittlere Paar, dessen Längsachse dem Beobachter zugekehrt ist; in den seitlichen Paaren liegt der Längsspalt in der Ebene der Figur. Dieselbe Figur B zeigt auch das Auseinanderweichen der ganzen Chromosomen, die ihre Längshälften demselben Pol zuführen.

Die mit Längsspaltung der Chromosomen und ihrer Zuweisung an die Tochterkerne verbundene, indirekte Kernteilung (Fig. 11 und 13 A) ist nicht die einzige Art von Karyokinese, welche das organische Reich auf einer bestimmten Höhe der phylogenetischen Entwicklung aufzuweisen hat. Es gibt noch eine andere Karyokinese von tiefeingreifender Bedeutung, die man als „allotypische“ der typischen, die uns schon bekannt ist, gegenüberstellen muß (Fig. 13 B). Es hat viel Mühe und Arbeit gekostet, diese beiden Arten der Kernteilung als prinzipiell verschieden zu erkennen und ihre Merkmale festzulegen. Und auch heute noch bereitet die Deutung bestimmter Phasen der allotypischen Kernteilungen nicht geringe Schwierigkeiten und bewegt sich zum Teil in Gegensätzen.\* Über den wichtigsten Unterschied, der beide Teilungsarten trennt, sind aber die meisten Forscher jetzt einig, und das dürfte für den Zweck, den wir hier befolgen, genügen.

In der allotypischen Kernteilung (Fig. 14) sind zwei aufeinanderfolgende Teilungsschritte eng vereinigt: der „heterotypische“ Teilungsschritt, der meist jetzt kurzweg als „Reduktionsteilung“ (1—12) bezeichnet wird, und der „homöotypische“ Teilungsschritt (13—16).

Allotypische  
Kernteilung.

Reduktions-  
kernteilung.

Um gleich vorweg zu nehmen, worin der Schwerpunkt der Reduktions-  
teilung liegt, so ist es, daß sie zur Halbierung der Chromosomenzahl führt.  
Während somit das für die typische Kernteilung (Fig. 13 A) entscheidende Er-  
gebnis in einer Trennung der Längshälften von Chromosomen liegt, ist dieses

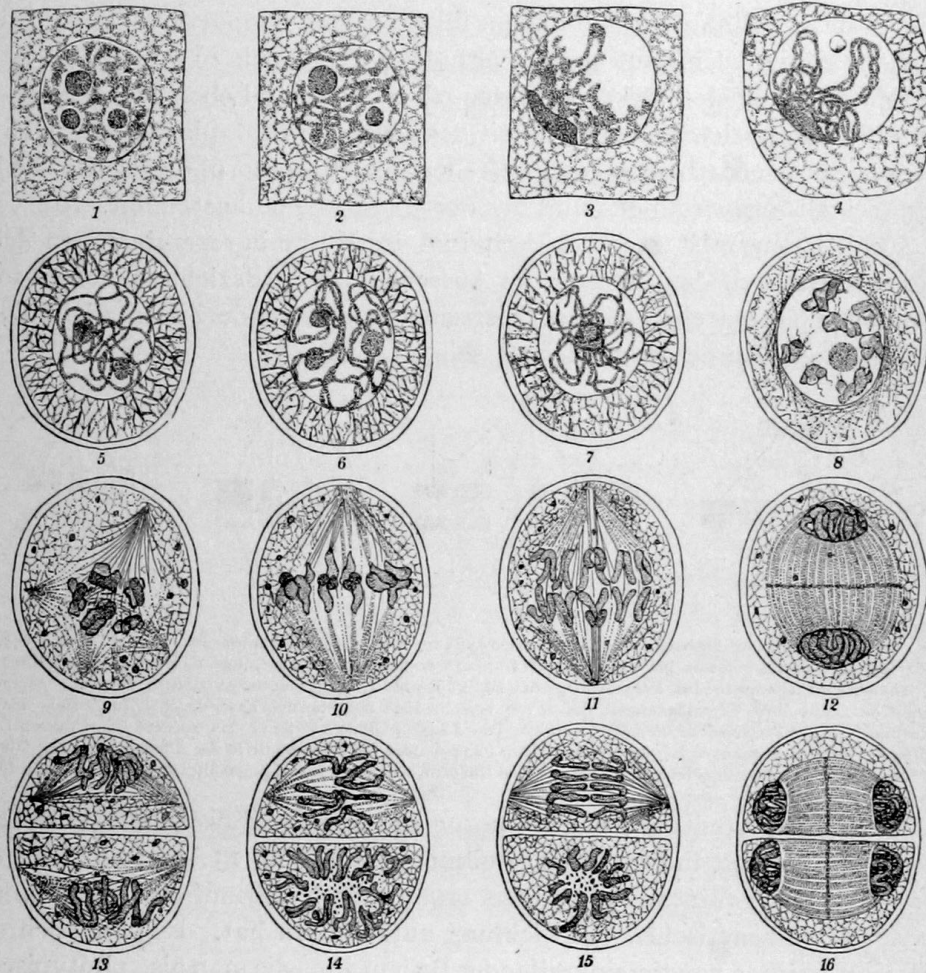


Fig. 14. Allotypische Kernteilung. Reduktionsteilung 1–11, homöotypische Kernteilung 12–16. Pollenmutterzellen einer Lilie in Teilung, etwas schematisiert. Nach Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure-Eisenhämatoxylinfärbung. — Die Chondriosomen nach solcher Fixierung und Färbung nicht sichtbar. 1 Mutterzelle mit ruhendem Kern. 2 die Sonderung der Chromosomen. 3 als Synapsis bezeichneter Zustand der Zusammenziehung. 4 Doppelfäden in Verschmelzung begriffen. 5 der aus diesen Fäden entstandene, einen scheinbar einfachen Faden darstellende Knäuel. 6 wiedererfolgende Trennung der zuvor vereinigten Fäden. 7 der Knäuel in Segmentierung begriffen. 8 Diakinese. 9 Multipolare Spindelanlage. 10 Mutterkernspindel mit der aus Doppelchromosomen gebildeten Kernplatte. 11 Reduktionsteilung; die auseinanderweichenden Chromosomen eine teilweise Trennung ihrer Längshälften zeigend. 12 Anlagen der Tochterkerne. 13 die Längshälften der Chromosomen (Tochterchromosomen) werden zu Paaren verbunden in die Kernspindeln eingereiht. 14 Tochterkernspindeln. 15 Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. 16 Anlagen der Enkelkerne. Vergr. etwa 750.

für die Reduktionsteilung (Fig. 13 B) in der Zuweisung ganzer Chromosomen an die Tochterkerne gegeben, so zwar, daß jeder Tochterkern die eine Hälfte der Chromosomen des Mutterkerns erhält. Daher die Bezeichnung Reduktionsteilung für diesen Vorgang.

Die volle Tragweite dieser Einrichtung wird uns erst klar werden, wenn wir uns mit den Befruchtungsvorgängen befassen, denn mit ihnen stellte sich die Notwendigkeit der Reduktionsteilung ein.

Kennzeichnend für die Reduktionsteilung (Fig. 14, 1—12) sind bereits ihre Prophasen (1—9). Da stellt sich alsbald ein Zustand ein, der das ganze Kerngerüst, mitsamt dem Kernkörperchen, stark einseitig zusammengezogen, innerhalb der Kernhöhlung zeigt (3). Man hat ihn „Synapsis“ genannt. Dann entwirrt sich dieser Knäuel, indem Fadenschlingen aus ihm hervortreten (4), sich weiterhin bedeutend strecken und durcheinanderwinden. Stellenweise erkennt man eine doppelte Zusammensetzung der Fäden (4) und eine Abwechslung stärker und schwächer tingierbarer Stellen in ihrem Verlauf. Dann beginnen die Fäden sich wieder zu verkürzen und zu verdicken, was zu einer entsprechenden Entwirrung der Schlingen führt (5). Nun wird die doppelte Zusammensetzung der Fäden überall deutlich (6). Zugleich befreien sich die Schlingen von ihrer gemeinsamen Einfügungsstelle, verkürzen sich immer stärker und stellen schließlich gekrümmte Stäbchenpaare dar, in welchen die beiden Paarlinge sich völlig gesondert und nur mehr oder weniger stark umeinandergewunden zeigen (7). In jedem Paarling erkennt man einen Spalt; er hat eine Längsteilung vollzogen, die aber nur angedeutet bleibt. Die verschiedenen Paare berühren sich nicht gegenseitig und suchen daher eine Stütze an der Kernwandung, an der sie sich annähernd gleichmäßig verteilen (8). Das ist das Stadium der „Diakinese“. Jetzt stellen sich Kinoplasmastrahlungen um den Kern ein, die anfangs meist auf mehrere Pole hin gerichtet sind (9). Es schwindet das Kernkörperchen und die Kernwandung, die Kinoplasmafasern dringen in den Kernraum vor und erfassen mit ihren Enden die Stäbchenpaare. Alsbald haben sich die Kinoplasmafasern auf zwei Pole zentriert, und es liegt eine Kernspindel vor, deren Kernplatte von den Stäbchenpaaren gebildet ist (10). Diese Stäbchenpaare hat man „Gemini“ genannt. Sie orientieren ihre Hälften nach entgegengesetzten Polen und sind dementsprechend an den Zugfasern der Spindel befestigt. Die Stützfasern laufen auch hier von Pol zu Pol. Damit ist die Metaphase der Teilung erreicht.

Die Reduktionskernplatte besitzt meist ein charakteristisches Aussehen, und wer auf karyokinetischem Gebiet arbeitet, vermag sie für gewöhnlich gleich als solche zu erkennen. Die beiden Chromosomen in jedem Geminus pflegen sich durch ihre Kürze und Dicke, den Chromosomen einer typischen Kernplatte gegenüber, auszuzeichnen. Die beiden Paarlinge werden schon in den Metaphasen von den Spindelfasern mehr oder weniger stark auseinandergezogen (10), wodurch sehr bezeichnende Bilder entstehen, in welchen die Gemini häufig die Gestalt von Kreuzen aufweisen.

Nach einer Ruhepause stellt sich die Anaphase ein, und die getrennten Chromosomen werden in Richtung der Pole befördert (11). Schon auf diesem Wege lassen sie oft deutlich erkennen, daß sie aus je zwei Längshälften bestehen (11). Also stellte die Längsspaltung, die in jedem der zu Paaren vereinigten Chromosomen während der Prophasen dieser Teilung angedeutet wurde, wirklich ihre Längshalbierung dar, die aber zunächst keine Verwendung finden sollte.



In den Prophasen der Reduktionsteilung fällt somit die sonst gewohnte Längsspaltung der Chromosomen nicht fort, doch sind beide Längshälften jedes Chromosoms bestimmt, in denselben Tochterkern zu gelangen. Die Zugfasern sorgen durch die Art, wie sie die Chromosomen erfassen, dafür, daß dem so geschieht.

Homöotypische  
Teilung.

Die beiden Tochterkerne bringen es nach ihrer Anlage meist kaum zu einem vollen Ruhezustand. Sie treten vielmehr fast unmittelbar in die Prophasen der nächsten Teilung ein. Diese Teilung nun, die an die Reduktionsteilung anschließt, ist dadurch ausgezeichnet, daß in ihr keine neue Längsspaltung der Chromosomen vorgenommen wird, daß sie vielmehr dazu dient, die im vorigen Teilungsschritt schon erzeugten Spaltungsprodukte voneinander zu

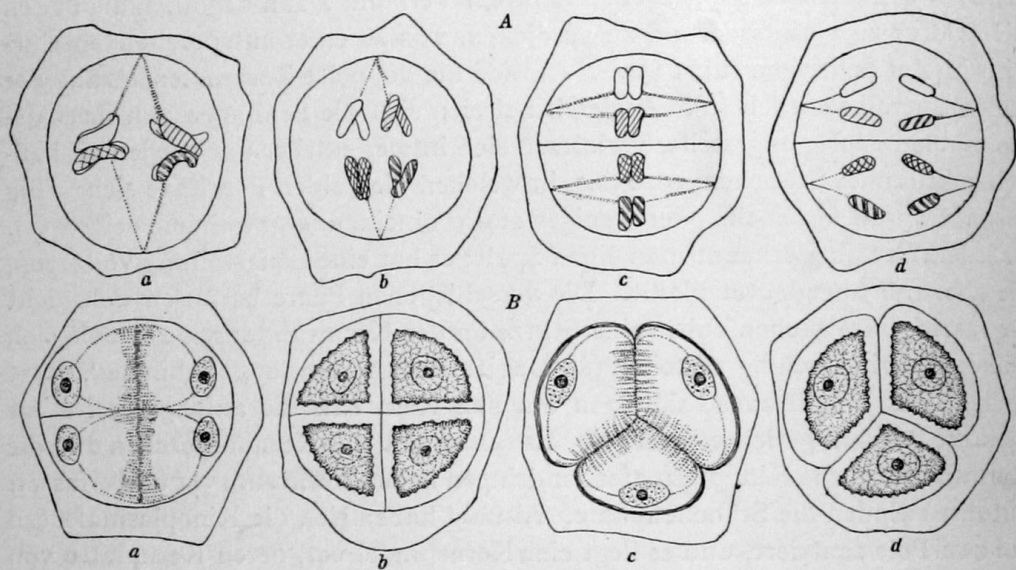


Fig. 15. Schematische Darstellung der allotypischen Teilung in einer Sporenmutterzelle. In A, a und b, die Reduktionsteilung, in A, c und d die homöotypische Teilung. A, a und b zeigen, daß ganze, durch besondere Schattierung kenntlich gemachte Chromosomen sich trennen, und daß deren Längshälften nach demselben Pol gelangen; in A b spreizen diese Längshälften äquatorialwärts. A c zeigt, daß es die Tochterchromosomenpaare, die in A, a und b nach demselben Pol gelangten, sind, die in die Kernplatte eingereiht werden und in A d sich trennen, um die Enkelkerne zu versorgen. In B, a und b ist eine Sporenmutterzelle zu sehen, die ihre Vierteilung durch zwei aufeinander folgende Zellteilungen, d. h. sukzedan, in B, c und d eine solche, die ihre Vierteilung auf einmal, d. h. simultan vollzog.

trennen. Man hat diesem Teilungsvorgang daher auch einen besonderen Namen erteilt: er verläuft „homöotypisch“. Die je einem Chromosom der Reduktionsteilung entstammenden Schwesterchromosomen werden zusammen in der sich nun bildenden, homöotypischen Kernspindel eingefügt (13, 14) und in der dann folgenden Anaphase (15) getrennt, um in die Enkelkerne (16) zu gelangen. Tatsächlich sind es also Tochterchromosomen und nicht Enkelchromosomen des Reduktionskerns, welche den Enkelkernen zufallen (Schema beider Teilungen in Fig. 15).

Die in dem Reduktionskern vorbereitete Längsspaltung der Chromosomen, die als solche somit schon den Tochterkernen überwiesen wird, zwingt diese sofort zu nochmaliger Teilung. Daraus erklärt es sich, daß im ganzen organischen Reich die Reduktionsteilung fast unmittelbar von einer zweiten Kernteilung gefolgt wird, und daß im Ergebnis allgemein eine Vierzahl von Zellen vorliegt (Fig. 15).

Es war notwendig, hier in solche Einzelheiten einzugehen, weil ohne ihre Kenntnis ein Einblick in das Wesen der Befruchtungsvorgänge nicht zu gewinnen ist.

Diese müssen jetzt aber in der Behandlung folgen, weil die Befruchtung\* Befruchtung. auch zu den zellbildenden Vorgängen gehört, wenn auch mit ihr als solcher zunächst nicht eine Vermehrung, sondern eine Verminderung der Zellenzahl verbunden ist. Denn der Befruchtungsvorgang geht von der Vereinigung zweier Zellen zu einer einzigen Zelle aus. Steigen wir von den untersten Abteilungen des Pflanzenreichs zu den höheren empor, so finden wir, daß dort, wo die Befruchtungsvorgänge uns in ihrer ursprünglichsten Art entgegentreten, sie auf der Vereinigung von zwei Zellen beruhen, die einander völlig gleichen. Man stellt fest, daß bei diesem Vorgang die Kerne der beiden Zellen zu einem einzigen Kern sich vereinigen, und daß auch eine Verschmelzung der beiden zytoplasmatischen Zelleiber vor sich geht. Wer über Erfahrungen verfügt, die größere Beobachtungsgebiete umfassen, kommt zu der Überzeugung, daß geschlechtliche Sonderungen sich unendlich viele Male in der phylogenetischen Entwicklung der organischen Welt vollzogen haben. Sie stellten sich jedesmal ein, wenn eine bestimmte Höhe der organischen Entwicklung erreicht war. Sie traten stets in übereinstimmender Weise auf und verkörperten augenscheinlich phylogenetische Notwendigkeiten, die sich aus den Eigenschaften der lebendigen Substanz ergaben, und die während ihres fortschreitenden Entwicklungsganges daher auch dauernd wiederkehren mußten. Mit auffälliger Gleichförmigkeit schritt dann auch stets von den Ausgangspunkten die weitere Sonderung der Geschlechtsprodukte und die mit ihr verbundene Arbeitsteilung fort. Bei der einen der beiden Geschlechtszellen erfuhr der zytoplasmatische Anteil eine fortgesetzte Einschränkung, während der Kern unvermindert sich erhielt, bei der andern verharrte der Kern ebenfalls in dem früheren Zustand, der zytoplasmatische Zelleib wurde aber nicht reduziert, er füllte sich vielmehr mit Reservestoffen an und nahm dementsprechend an Größe zu. Nicht allein im Tierreich, sondern auch im Pflanzenreich wurde die in ihrem Plasmaleib verminderte Geschlechtszelle mit Wimpern ausgestattet und auf Bewegung eingerichtet, während die andere, größer gewordene sie ruhend zu erwarten hatte. So gingen aus den einander zunächst gleichenden „Gameten“ einerseits „Spermatozoen“, andererseits „Eier“ hervor. Im Pflanzenreich kommen bewegliche männliche Geschlechtszellen, also Spermatozoen, was der Laie kaum ahnt, noch in den höchsten Abteilungen der Farnkräuter vor. Diese Spermatozoen werden aus ihren Behältern entlassen und gelangen durch Vermittlung von Wasser schwimmend zu den Eiern, den weiblichen Geschlechtszellen, die in ihren Behältern eingeschlossen bleiben. Aus den weiblichen Behältern ausgeschiedene Stoffe bestimmen durch chemische Reizwirkungen den Weg, den die Spermatozoen einzuschlagen haben, um zu den Eiern zu gelangen. Bei den „offenblütigen“ Gewächsen, den Phanerogamen, werden die männlichen Geschlechtsprodukte den Eiern mit Hilfe eines Schlauches zugeführt, den das Pollenkorn im oberen Ende der Samenanlage (so bei den Gymnospermen) oder auf der

Narbe des Fruchtknotens (so bei den Angiospermen) treibt, und der bis zum Ei abwärts wächst. Bewegliche Spermatozoen entstehen im Pollenschlauch nur noch bei den Cycadeen und dem merkwürdigen, japanischen Ginkgo-Baum (*Ginkgo biloba* L.), einer Konifere, Pflanzen, die wir phylogenetisch für die ältesten Phanerogamen halten müssen; bei allen anderen Phanerogamen führt der Pollenschlauch die männlichen Kerne in unveränderter Gestalt als „Spermakerne“ nach ihrem Bestimmungsort. Bei solchen Phanerogamen läßt sich nicht nachweisen, daß außer dem Spermakern auch das Zytoplasma an der Befruchtung beteiligt sei.

Das veranlaßte mich im Jahre 1884 zu dem Ausspruch, daß die Kerne allein die Träger der erblichen Eigenschaften seien.\* Zu dem nämlichen Ergebnis gelangte Oskar Hertwig auf tierischem Gebiet in dem gleichen Jahre.\* Doch stehen dieser unserer Anschauung auch andere Auffassungen gegenüber und verfügen heute noch über zahlreiche Anhänger.\* Diese behaupten, daß auch das Zytoplasma an der Befruchtung teilnehme und Träger der erblichen Eigenschaften sei. Ich selbst bin geneigt, auch weiterhin im Zytoplasma nur das Substrat zu erblicken, in welchem der Zellkern seine erblichen Funktionen verrichtet. Es ist klar, daß er nur in dieser Mitte existieren und wirken kann, so daß in diesem Sinne Kern und Zytoplasma organisch zusammengehören und nicht voneinander zu trennen sind. Auch muß schlechterdings angenommen werden, daß das Zytoplasma verschiedener Wesen nicht übereinstimmt, daß also zu der spezifischen Wirkungsweise des Kerns auch ein bestimmtes Zytoplasma gehört. Dieses Zytoplasma wird aber auf der Höhe geschlechtlicher Sonderung im Pflanzen- wie im Tierreich nur von der Mutter geliefert. Es kann auch nicht, wie der Kern, aus untereinander verschiedenen, konkreten Erbeinheiten zusammengesetzt sein, solchen Erbeinheiten wie jene des Kerns, die bei jedem Teilungsschritt halbiert und in lückenloser Zahl auf die Nachkommen übertragen werden müssen. Das Zytoplasma kann vielmehr seiner ganzen Masse nach nur mit übereinstimmenden Eigenschaften ausgestattet sein. Das zeigen die Vorgänge der Strömung in ihm an, bei welchen alle seine Teile fortwährend ihre gegenseitige Lage verändern, in größtem Gegensatz zum Kern, der sorgsam an der Anordnung seiner Teile festhält; das geht weiter aus der Teilungsart des Zytoplasma hervor, die sich in ganz einfacher Weise vollzieht, ohne alle jene Sonderungen, durch welche den Teilungsprodukten der Kerne die volle Zahl der Speziesmerkmale durch alle Generationen gesichert wird. Hätte das Zytoplasma eine ähnliche Rolle bei der Vererbung wie der Kern zu spielen, so würde zweifellos seine Teilung in ebenso komplizierter Weise wie die des Kerns sich vollziehen.

Verdoppelung der  
Chromosomen-  
zahl durch Be-  
fruchtung.

Kommt die aus dem Studium der Kernteilungsvorgänge erschlossene Individualität den Chromosomen tatsächlich zu, so muß jede Befruchtung ihre Zahl verdoppeln. Das ist auch wirklich der Fall. Daher die Einschaltung der Reduktionsteilung in den Entwicklungsgang der Organismen notwendig wurde, um die verdoppelte Chromosomenzahl wieder auf die einfache zurückzuführen. Sonst brächte jeder Befruchtungsakt eine weitere Verdoppelung dieser Zahl,



und sie müßte ins Unendliche steigen. Bald wäre kein Kern mehr imstande, die wachsende Chromosomenzahl zu bewältigen. Es ist anzunehmen, daß die durch einen Befruchtungsakt veranlaßte Verdoppelung der Chromosomenzahl die Bedingungen für das Auftreten einer Reduktionsteilung schafft. Sonst hätte dieser Vorgang sich nicht stets im organischen Reich im Gefolge der geschlechtlichen Sonderung eingestellt. Zunächst schloß sich die Reduktionsteilung unvermittelt der Befruchtung an, d. h. der erste Teilungsschritt, den das Befruchtungsprodukt, die sogenannte Zygote, meist nach einer Ruhezeit ausführte, war eine Reduktionsteilung. Im weiteren Verlauf der phylogenetischen Entwicklung änderte sich dieses Verhalten.

Befruchtung verlangt Reduktionsteilung.

Das Befruchtungsprodukt trat mit seinem doppeltchromosomigen Kern in einen selbständigen Entwicklungsgang ein und bildete einen besonderen Körper, ein zuvor nicht vorhandenes, doppeltchromosomiges Wesen aus. Erst nach vollendeter Ausgestaltung schreitet dieses doppeltchromosomige Wesen zur Anlage bestimmter Zellen, die man als „Gonotokonten“ zusammenfassen kann, Zellen, in welchen die Reduktionsteilung sich vollzieht. Zwischen die Befruchtung und die Reduktionsteilung wurde also ein neuer Entwicklungsabschnitt eingeschaltet, der uns lehrt, daß die Bedingungen für den Vorgang der Reduktionsteilung nicht unmittelbar nach der Befruchtung sich einzustellen brauchen, wenn diese sie auch fordert.

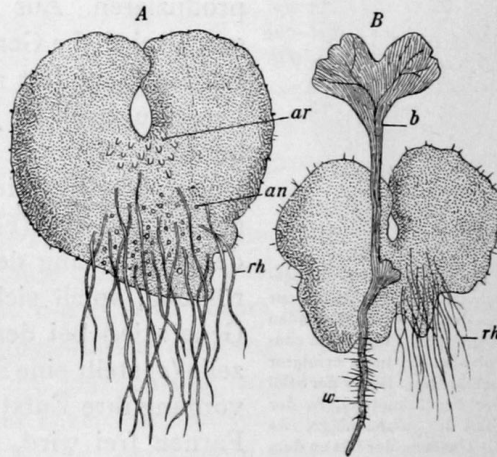
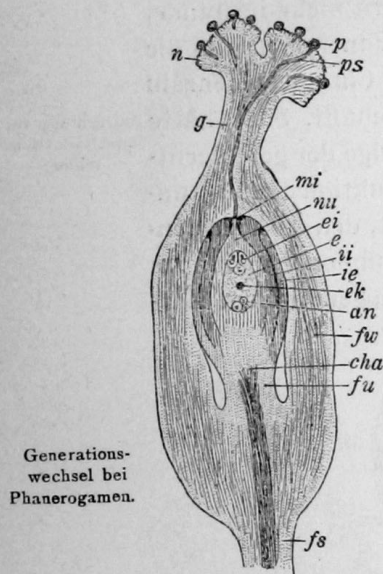


Fig. 16. In A das haploide Prothallium eines Farnes mit den männlichen Geschlechtsorganen, Antheridien *an*, die in ihrem Innern Spermatozoen erzeugen, und den weiblichen Geschlechtsorganen, Archegonien, *ar*, die je ein Ei einschließen. Der Befestigung des Prothalliums an der Unterlage dienen die haarähnlichen Rhizoiden *rh*. Das Prothallium kehrt seine Unterseite dem Beobachter zu. So auch das Prothallium in B, das aus einem befruchteten Ei die junge, diploide Farnpflanze erzeugt hat. An letzterer: *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel. Vergr. etwa 8.

So kam im Pflanzenreich wie im Tierreich der „Generationswechsel“ im Entwicklungsgang geschlechtlicher Wesen zustande. \* Es mußte eine einfachchromosomige und eine doppeltchromosomige Generation durchlaufen werden, damit der ganze Entwicklungskreis dieser Wesen abgeschlossen sei. — Die einfachchromosomige oder „haploide“ Generation ist die geschlechtliche; aus ihr geht die doppeltchromosomige oder „diploide“ Generation hervor, welche die Gonotokonten bildet. Im Pflanzen- wie im Tierreich gelangte die diploide Generation weiterhin zur Herrschaft. Die Pflanzen und Tiere, die uns umgeben, so auch wir selbst, sind mit diploiden Kernen ausgestattet. Die haploide Generation erfuhr eine Einschränkung in dem Maße, als die Ausbildung der diploiden Generation Fortschritte machte. Schließlich wurde die haploide Generation ganz in die diploide eingezogen, so daß sie aufhörte, ein selbständiges Wesen zu sein. — Wenn man die Sporen eines Farnkrauts aussät, so entwickeln sich aus ihnen unscheinbare Gebilde, die der Uneingeweihte kaum beachtet, und die als kleine, grüne Blättchen (Fig. 16 A) dem Boden angeschmiegt sind. Sie stellen die

Generationswechsel.

Generationswechsel bei Farnen.



Generationswechsel bei Phanerogamen.

Fig. 17. Mittlerer Längsschnitt des Fruchtknotens aus der Blüte des windenden Knöterichs (*Polygonum convolvulus* L.) nach erfolgter Bestäubung. Bei *fs* der Stiel des Fruchtknotens, *fu* der Stiel der Samenanlage, *cha* die Chalaza, der Ort an dem das dunkel gebaltene Gefäßbündel endet, *nu* der sog. Nucleus der Samenanlage, der in seinem Innern den Embryosack *e* einschließt. In diesem oben der aus drei Zellen bestehende Eiapparat *ei*, die unterste dieser Zellen ist das Ei. Im unteren Ende des Embryosacks die drei Gegenfüßlerinnen oder Antipoden *an*, in dessen Mitte der Embryosackkern *ek*, der später, wenn die Befruchtung erfolgt ist, den Ausgangspunkt der Endospermabildung bilden wird. Die Samenanlage ist mit zwei Hüllen, den Integumenten *ie* und *ii* versehen. Diese lassen oben eine Öffnung, das Fensterchen oder die Mikropyle frei, durch welches ein Pollenschlauch bis zum Ei gelangen soll. Auf der Narbe *n* des Fruchtknotens die Pollenkörner *p*, welche Pollenschläuche *ps* in den Griffel *g* treiben. Der Embryosack gehört der haploiden, alles andere der diploiden Generation an. Aus dem befruchteten Ei würde wieder eine diploide Generation hervorgehen, die reifende Samenanlage den Samen bilden. Vergr. 40.

Phanerogamensamen.

haploide, geschlechtliche Generation des Farnkrauts vor, die als solche noch ein selbständiges Dasein führt. Diese Generation erzeugt Spermatozoen und Eier. Aus einem befruchteten Ei geht die diploide Generation, das eigentliche Farnkraut (Fig. 16 B) hervor. Diese schreitet, nachdem sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht hat, an der Unterseite ihrer Blätter zur Bildung von Gonotokonten, hier „Sporenmutterzellen“, deren Kern eine Reduktionsteilung ausführt und die im Anschluß an diese vier Sporen produzieren. Aus der keimenden Spore geht die haploide, geschlechtliche Generation wieder hervor. Schon bei diesen Farnen dominiert mächtig die diploide Generation über die haploide, doch ist letztere noch nicht ihrer Selbständigkeit beraubt. Sie büßt diese erst bei den Phanerogamen völlig ein, wo die haploide Generation ganz in die diploide aufgenommen wird (Fig. 17). Innerhalb der Samenanlagen, bei der Entstehung der Embryosäcke und ihrer inneren Ausrüstung, spielt sich der ganze Lebenslauf der haploiden Generation bei den Phanerogamen ab. Die Embryosackzelle (*e*) stellt eine Spore dar, die einem Reduktionsteilungsvorgang ihre Entstehung verdankt, aber nicht wie bei den Farnen frei wird, vielmehr in der einen Bestandteil der diploiden Generation bildenden Samenanlage, von der sie erzeugt wurde, eingeschlossen bleibt. Im Innern dieser Embryosackzelle werden alle Entwicklungsvorgänge, die von der haploiden Generation noch übriggeblieben sind, bis zur Fertigstellung des Eies durchlaufen. Andererseits sind auch die Pollenkörner der Phanerogamen Sporen, die aus einem Reduktionsteilungsvorgang hervorgehen, in ihren Behältern, den Staubfächern aber nicht verbleiben, vielmehr in dieser oder jener Weise an ihren Bestimmungsort befördert werden. Dort treiben sie den Pollenschlauch (*ps*), der dem am Orte seiner Entstehung verbliebenen Ei den männlichen Kern, Spermakern zuführt, der die Befruchtung vollzieht. Dort entwickelt sich jetzt aus dem befruchteten Ei auch der Keim. Dieser Keim leitet somit die nächste diploide Generation innerhalb derselben Samenanlage ein, die zuvor die haploide Generation erzeugte. Die Samenanlage reift hierauf langsam zum Samen, wird mit Reservestoffen ausgestattet, mit schützenden Hüllen versehen und schließlich abgeworfen. Was man also einen Samen bei einer phanerogamen Pflanze nennt, besteht somit aus Geweben der Samenanlage, die der diploiden Muttergeneration entstammen, aus Geweben der haploiden Generation, soweit solche innerhalb

des Embryosackes noch erhalten sind, und aus den durch den Keim vertretenen, diploiden Geweben der diploiden Tochtergeneration.

In den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs hat es die ursprüngliche, haploide Generation wiederholt zu mächtiger Ausbildung gebracht. So in verschiedenen Abteilungen der meeresbewohnenden Algen. Unter den Landpflanzen bilden die Moose ein Beispiel für das Vorherrschen der haploiden Generation; denn das, was uns als Moospflänzchen bekannt ist und in der Abteilung der Laubmoose eine ganz ähnliche Gliederung aufweist, wie sie hoch organisierten Pflanzen eigen ist, führt nur einfachchromosomige Kerne. Doppeltchromosomig ist nur das, was uns als „Sporogon“ bei diesen Moosen entgegentritt, die Sporenkapsel mit ihrem Stiel. Im Tierreich wurde das diploide Produkt der Befruchtung in seiner Entwicklung sofort gefördert, so daß die ursprüngliche, haploide Generation es kaum irgendwo zu höherer Ausgestaltung brachte. Schon einzellige Tiere sind, wenn geschlechtlich differenziert, im allgemeinen diploid, und die haploide Generation ist nur noch durch die Geschlechtsprodukte bei ihnen vertreten.

Generationswechsel der Moose.

Generationswechsel im Tierreich.

Bei solchen niederen Gewächsen, die zwar schon geschlechtlich differenziert sind, aber noch keine selbständige, diploide Generation ausbilden, bei welchen vielmehr das Befruchtungsprodukt, d. h. die Zygote, sofort bei ihrer Keimung die Reduktionsteilung ausführt, ist „jungfräuliche Zeugung“, d. h. Parthenogenesis nicht eben selten. Unterbleibt die Befruchtung, so wächst einfach das Geschlechtsprodukt, das wir als Gamete bezeichnet hatten, ohne Reduktionsteilung zu dem haploiden Wesen aus. Wo aus der Zygote aber eine besondere diploide Generation hervorgeht, deren Körper zwischen Befruchtung und Reduktionsteilung eingeschaltet ist, da wird die Sache schwieriger. Da hilft sich der Organismus unter Umständen durch vegetative Kernverschmelzung über die ausgebliebene Befruchtung hinweg. Solches ist beispielsweise bei Farnen, und zwar besonders bei Kulturformen einzelner ihrer Arten beobachtet worden. An jenem kleinen, grünen, blättchenartigen Gebilde, das wir als die haploide Generation der Farne kennen lernten, werden in solchen Fällen die Geschlechtsorgane mangelhaft oder gar nicht ausgebildet, dafür drängt sich an bestimmten Stellen der Kern einer Zelle durch eine der in der Wand vorhandenen Poren in die Nachbarzelle hinein und verschmilzt mit ihrem Kern. Die beiden haploiden Kerne haben auf diese Weise einen diploiden Kern gebildet, und dieser beginnt sich mitsamt seiner Zelle zu teilen und gibt der diploiden Farngeneration den Ursprung. — Eine ganze Anzahl angiospermer, d. h. mit einem Fruchtknoten, der die Samenanlagen umschließt, ausgestatteter Phanerogamen, so beispielsweise Vertreter der Gattung *Alchimilla*, die unsere Wiesen bewohnt und den deutschen Namen Frauenmantel führt, haben sich so eingerichtet, daß sie die Reduktionsteilung bei der Bildung der Embryosäcke ausschalteten und solchermaßen Eier mit unverminderter Chromosomenzahl erzeugen, die somit soviel Chromosomen besitzen, wie wenn sie befruchtet wären und daher der Befruchtung für ihre Fortentwicklung zum Keim nicht bedürfen. Ein solches Verhalten, ebenso wie das bei den Farnen geschilderte, wird als „Geschlechtsverlust“

Parthenogenesis.



Apogamie. oder „Apogamie“ bezeichnet. Solche Entwicklung aus einem diploiden Ei wird von mancher Seite auch zu den Erscheinungen der Parthenogenesis gerechnet. Das geschieht durch Forscher, die den Schwerpunkt darauf legen, daß es eben doch ein Ei ist, von dem die Entwicklung ausgeht, und daß dieses nicht befruchtet wurde. Echte Parthenogenesis würde aber in Wirklichkeit nur dann vorliegen, wenn ein Ei mit reduzierter Chromosomenzahl ohne Befruchtung in die Keimbildung einträte.

Aus der Verschmelzung von zwei haploiden Kernen zu einem diploiden Kern bei der Befruchtung ergeben sich aber noch andere wichtige Gesichtspunkte für die theoretische Beurteilung des letzteren. In einem solchen diploiden Kern, dem „Keimkern“, ist nämlich die eine Hälfte der Chromosomen väterlichen Ursprungs, d. h. sie stammt von dem Kern, den wir als Spermakern bezeichnet haben, die andere ist mütterlicher Herkunft, d. h. es hat sie der Eikern geliefert. In beiden Geschlechtskernen waren sämtliche Merkmale der Art vertreten, Vater und Mutter sind daher in gleichem Maße an den Eigenschaften des Befruchtungsproduktes beteiligt. Sehen wir die Chromosomen in jedem der beiden haploiden Geschlechtskerne aus Gründen, die wir früher entwickelt haben, als untereinander verschieden an, so wird der diploide Keimkern je zwei Chromosomen gleicher Art, die wir als homolog betrachten müssen, besitzen. Diese ihre Homologie markiert sich auch tatsächlich bei jedem Teilungsschritt im Aussehen der Kernplatten. Da sind die einander entsprechenden Chromosomen, in oft sehr auffälliger Weise, zu Paaren angeordnet, d. h. je zwei Chromosomen liegen einander genähert und parallel. In der haploiden Generation zeigen die Chromosomen auf entsprechenden Teilungsstadien keine derartige Anordnung. In besonders eindringlicher Weise führen die homologen Chromosomen diploider Kerne ihre paarweise Gruppierung dem Beobachter in solchen Fällen vor, wo erhebliche Größenunterschiede zwischen den nicht homologen Chromosomen bestehen. Je zwei gleich große Chromosomen sind dann ausnahmslos in jedem Paar vertreten (Fig. 18). Solche Erscheinungen sind wohl geeignet, auch die Vorstellung, daß die Chromosomen untereinander verschieden sind, in sehr einleuchtender Weise zu stützen.

Solche homologe Chromosomen sind es nun auch, die sich zu den Gemini paaren, wenn der Zeitpunkt der Reduktionsteilung gekommen ist. Da erweisen sich wieder Kerne, denen verschieden große Chromosomen zukommen, als besonders lehrreich. In der Reduktionskernplatte bekommt man dann verschiedenen große Gemini zu sehen (Schema Fig. 13 B) und kann feststellen, daß jeder Geminus aus zwei gleichgroßen Chromosomen zusammengesetzt ist.

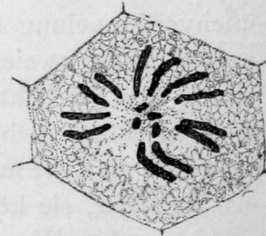
Die Gemini wenden, wie wir früher schon festgestellt, den einen ihrer beiden Komponenten dem einen, den andern dem andern Pol zu, doch nach welchem der beiden Pole sein väterliches, nach welchem sein mütterliches Chromosom gerichtet ist, bleibt für jeden Geminus dem Zufall überlassen (Fig. 13 B). Den beiden Tochterkernen, die mit halbierten Chromosomenzahl aus der Reduktionsteilung hervorgehen, ist der volle Chromosomensatz gesichert, da sie von jedem Geminus eines der beiden einander homologen Chromosomen erhalten;

doch wieviel Chromosomen in diesem vollen Satz väterlichen und wie viel mütterlichen Ursprungs sind, unterliegt dem Wechsel. In der haploiden Generation, die nunmehr entsteht, wird an diesem Zustand nichts geändert, da ihre Kernteilungen sich typisch, d. h. mit Längsspaltung der Chromosomen vollziehen, den geschaffenen Zustand also festhalten. Dieser ist dementsprechend auch in den Geschlechtsprodukten vertreten, die von der haploiden Generation erzeugt werden. Alle die verschiedenen Kombinationen väterlicher und mütterlicher Chromosomen, welche die Reduktionsteilung schuf, finden sich also schließlich in den Geschlechtsprodukten wieder, die ihren Ursprung von ihnen ableiten. Aus der Vereinigung verschiedener Geschlechtsprodukte im Befruchtungsakt müssen sich dann weiter die mannigfaltigsten Mischungen ergeben. Man begreift es unter diesen Umständen wohl, daß Kinder die Eigenart ihrer Vorfahren nicht übereinstimmend aufweisen.

Trennung elterlicher Chromosomen bei der Reduktionsteilung.

Neue Kombinationen elterlicher Chromosomen im Befruchtungs-vorgang.

Schon im Jahr 1865 war der Abt Gregor Mendel\* in Brunn bei seinen Versuchen über Pflanzenhybriden zu dem Ergebnis gelangt, „daß die Hybriden verschiedenartige Keim- und Pollenzellen bilden, und daß hierin der Grund für die Verschiedenheit ihrer Nachkommen liegt“. Die Fortschritte der Zellenlehre gestatten es nunmehr, dieses aus Züchtungsversuchen abstrahierte Ergebnis an die Vorgänge, die sich bei einer Reduktionsteilung abspielen, anzuknüpfen, und sie von ihnen abzuleiten. Sie stärken zugleich die Annahme, daß der Kern der eigentliche Träger der erblichen Eigenschaften sei. Die experimentellen Studien über Vererbung, die seit 1900 eine außerordentliche Ausdehnung und Bedeutung gewonnen haben, lehren uns, daß die Spaltungen bestimmter Merkmalpaare sich bei der Keimzellbildung in gegenseitiger Unabhängigkeit vollziehen. Die Zahl der unabhängigen Spaltungen ist bei manchen Hybriden, so im besondern bei den schon durch Gregor Mendel studierten Hybriden von Erbsenrassen, so groß, daß die bei der Reduktionsteilung gebotene Zahl sich spaltender Gemini — bei den Erbsen sieben — nicht ausreicht, um sie zu decken. Doch haben wir es bei Schilderung der Prophasen der Reduktionsteilung wahrscheinlich zu machen gesucht, — was freilich andere negieren —, daß eine Paarung der Chromosomen sich zur Zeit der Synapsis schon vollzieht, in jenem Stadium, welches das Kerngerüst zum Knäuel zusammengezogen zeigt. Die hierauf folgende Streckung der Paare böte ihnen zu stofflichem Austausch Gelegenheit genug.



Die Merkmal-spaltung.

Fig. 18. Junge Gewebezelle, dem Querschnitt einer Wurzelspitze von *Galtonia candicans* entnommen, mit einer Kernplatte in Polansicht, die Chromosomen zu Paaren angeordnet zeigend. Vergr. 1600.

Es fiel wiederholt schon auf, daß Arten derselben Pflanzengattung sich in der Zahl ihrer Chromosomen unterscheiden, und daß eine Art zweimal, beziehungsweise auch viermal so viel Chromosomen führt als ihre nächste Verwandte. Für manche solcher Fälle läßt sich heute bereits mit Bestimmtheit annehmen, daß eine Vervielfältigung des Chromosomensatzes vorliegt. Diese Bestimmtheit rührt daher, daß in einer jener Kulturen von Oenotheren, gelbblütigen „Nachtkerzen“, wie wir sie von unserer Flora her kennen, und die Hugo

Vervielfältigung des Chromosomensatzes.

de Vries\* auf Mutationen, d. h. sprungweise Änderungen hin studierte, eine neue Form mit plötzlich verdoppelter Chromosomenzahl auftauchte. Diese neue Form wurde von Hugo de Vries *Oenothera gigas* genannt, und zwar aus dem Grunde, weil sie in allen ihren Teilen vergrößert ist. Sie führt 32 statt 16 Chromosomen in ihren somatischen Kernen, die somit ihrem Ursprung nach tetraploid wären. Die Zunahme der Chromosomenzahl in den Kernen hat ihre entsprechende Vergrößerung veranlaßt, und diese wirkte weiter auf die Zellgröße ein, ein Beleg dafür, daß zwischen Kernmasse und Zellmasse ein bestimmtes Massenverhältnis besteht. Auch sonst, wenn von zwei nahe verwandten Arten die eine mehr Chromosomen als die andere führt, ihre Chromosomen aber nicht kleiner sind, ist eine entsprechende Verschiedenheit der Kerngrößen vorhanden.

Vegetative Kern-  
verschmelzungen.

Nur als wahrscheinlich läßt sich hinstellen, daß, wo eine Chromosomenverdoppelung sich plötzlich einstellt, sie veranlaßt wurde durch die Verschmelzung zweier somatischer Kerne in der Keimanlage. Bei der ersten Teilung des befruchteten Eies dürfte in solchen Fällen eine Zellteilung auf die Kernteilung nicht gefolgt sein, was die erzeugten Schwesterkerne veranlaßte, sich zu einem Kern zu vereinigen. Ähnliche Erscheinungen sind auch sonst bekannt, sie können auch künstlich angeregt werden. So vermag man in wachsenden Wurzelspitzen, die man in Chloralhydratlösungen taucht, den Gang der Kern- und Zellteilungen aufzuhalten. Die Wurzeln vertragen eine solche Behandlung, falls sie nicht zu lange dauert. Man wäscht sie hierauf aus, läßt sie weiter wachsen und stellt dann fest, daß in Zellen, in welchen die Kernteilung schon vollzogen war, und man nur die Teilung des Zytoplasmas unterbrach, die erzeugten Schwesterkerne miteinander wieder verschmelzen.

Chromatin und  
Erbsubstanz.

Schwerwiegende Gründe sprechen dafür, daß die Kerne die Träger erblicher Eigenschaften sind. Welche Bestandteile des Kerns mit dieser Aufgabe aber besonders zu betrauen wären, ist zurzeit noch schwer zu entscheiden. Im allgemeinen besteht die Neigung, das „Chromatin“, also die stärkst tingierbare Substanz des Kerns, für diese Rolle in Anspruch zu nehmen. Doch das geht in so allgemeiner Fassung nicht an. Denn die im Kern vorhandene Chromatinmenge schwankt je nach dem Entwicklungszustand, in dem sich der Kern befindet. Sie nimmt zu in den Prophasen der Teilung, sie nimmt ab während der Telophasen. Im umgekehrten Verhältnis sinkt und steigt zu gleicher Zeit die Menge der übrigen Bestandteile des Kerns, was die Vorstellung erweckt, daß Stoffwandlungen im Kern die Ursache dieser Erscheinung sind. Bei höher organisierten Pflanzen läßt sich zudem feststellen, daß der Spermakern weit weniger Chromatin dem Eikern zuführt, als in diesem vorhanden ist (Fig. 19). Die beiden Geschlechtskerne müssen aber doch gleiche Mengen von Erbsubstanz der Keimanlage zuführen, da sie in ganz übereinstimmendem Verhältnis an den spezifischen Merkmalen beteiligt sind, die auf die Nachkommen übertragen werden. Die eigentlichen Erbeinheiten im Kern entziehen sich augenscheinlich unserer Wahrnehmung. Wir haben allen Grund, sie für sehr klein zu halten, da



die Gesamtmenge an Substanz, die ein Spermakern dem Eikern zuführt, an sich schon bei den höher organisierten Pflanzen sehr gering ist. Bei unserer zweihäusigen Nessel (*Urtica dioica* L.) ergab mir die Messung der wurmförmigen Spermakerne (Fig. 19 B *sp*), nach ihrem Eindringen in den Embryosack, eine durchschnittliche Länge von drei Tausendstel Millimeter, bei einer Dicke von sechs Zehntausendstel Millimeter. Der annähernd kugelige Eikern (Fig. 19 B *n*) hatte einen Durchmesser von sechs Tausendstel Millimeter aufzuweisen. Der Sperma-

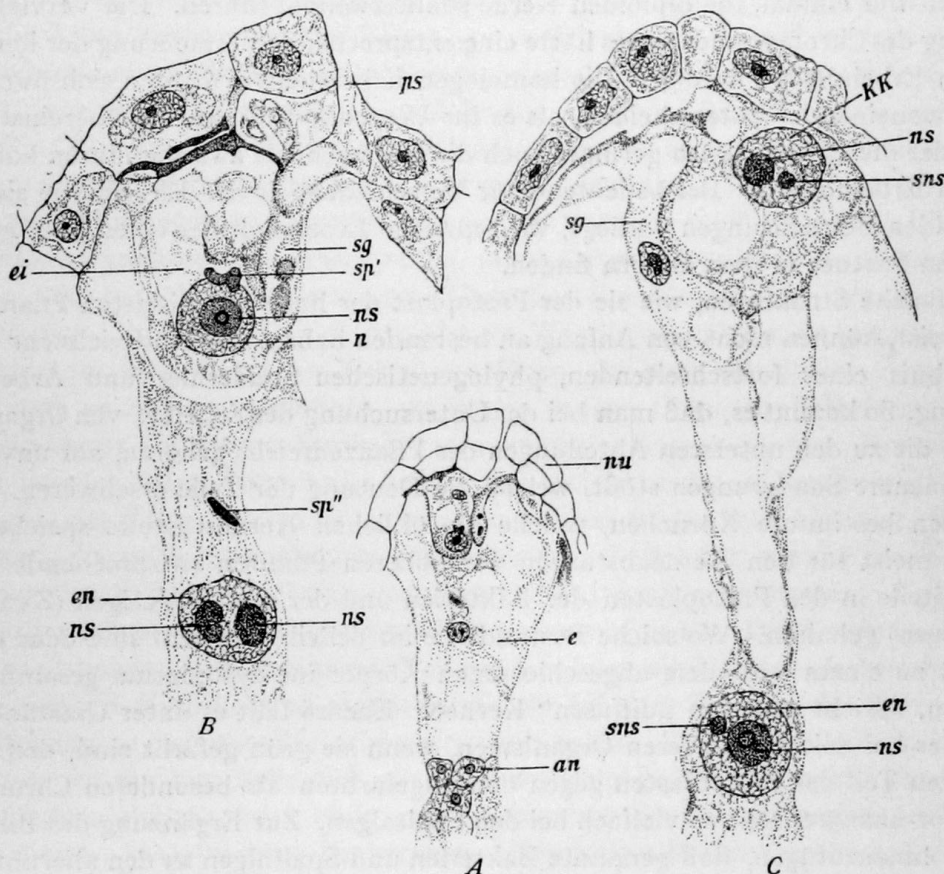


Fig. 19. Befruchtung der zweihäusigen Nessel (*Urtica dioica* L.). In A der ganze Embryosack *e* und der seinen Scheitel deckende Teil des sog. Knospenkerns oder Nucellus *nu* der Samenanlage; unten im Embryosack die Gegenfüßlerinnen oder Antipoden *an*. Vergr. 400. In B die obere Hälfte von A stärker vergrößert, *ei* Ei, *n* Eikern, *ns* dessen Nukleolus, *sp'* Spermakern, *sg* eine bereits desorganisierte Begleitzelle des Eies, Synergide, *ps* Pollenschlauch, *en* Embryosackkern, *ns* dessen Nucleoli, zwei an Zahl, weil dieser Embryosackkern aus der Verschmelzung von zwei Kernen hervorgeht; *sp''* der zweite Spermakern des Pollenschlauches, der sich zum Embryosackkern bewegt, um mit ihm zu verschmelzen. Dieses Verhalten ist den angiospermen Phanerogamen eigen, erst nach der Aufnahme des Spermakerns tritt der Embryosackkern in Teilung ein, um das Endosperm zu liefern. In C die obere Hälfte des Embryosacks nach vollzogener Befruchtung; im Keimkern *KK* der Nukleolus des Eikerns *ns* und der des Spermakerns *sns* zu sehen; im Endospermkern *en* der große Nukleolus *ns* das Produkt der Verschmelzung der beiden Kerne, die den Embryosackkern gebildet hatten, und *sns* der Nukleolus des in den Verband aufgenommenen zweiten Spermakerns. Vergr. von B und C 1600.

kern war gleichmäßig dicht, stark tingierbar; der Eikern führte ein großes, sich ebenfalls stark färbendes Kernkörperchen (*ns*), im übrigen nur geringe Mengen tingierbaren Inhalts. Ein Drittel der Substanz des Spermakerns wird nach seiner Vereinigung mit dem Eikern noch zur Bildung eines Kernkörperchens (*sns*) verwendet. Man kann danach ermessen, was für die Substanzmenge

übrigbleibt, welche alle Merkmale des männlichen Erzeugers auf den Nachkommen zu übertragen hat. Sie übersteigt nicht das Volumen eines der kleinen Stäbchenbakterien.

Aus der Art und Weise, wie sich die Spaltungen der zu vererbenden Merkmale bei den Hybriden vollziehen, muß man den Schluß ziehen, daß die Arbeitsteilung innerhalb der Kerne, in Hinblick auf Vererbung, bei höher organisierten Pflanzen und Tieren so weit gediehen ist, daß die haploiden Kerne jede Erbinheit nur einmal, die diploiden Kerne somit zweimal führen. Die Vervielfältigung des Chromosomensatzes hätte eine entsprechende Vermehrung der homologen Erbinheiten zufolge. Die homologen Erbinheiten würden sich nur so weit voneinander unterscheiden, als es ihr Ursprung bedingt. Je übereinstimmender die Eltern, umso geringer auch die Unterschiede zwischen ihren homologen Erbinheiten. Bei bedeutenderer Verschiedenheit der Eltern, wie sie in hybriden Befruchtungen vorliegt, wird manche Erbinheit des einen Erzeugers keinen Partner in dem andern finden.

Einfacherer Bau  
der Protoplasten.

Solche Strukturen, wie sie der Protoplast der hoch organisierten Pflanzen aufweist, können nicht von Anfang an bestanden haben. Sie sind vielmehr das Ergebnis einer fortschreitenden, phylogenetischen Sonderung und Arbeitsteilung. So kommt es, daß man bei der Untersuchung des Zelleibes von Organismen, die zu den untersten Abteilungen des Pflanzenreichs gehören, auf unvollkommenere Sonderungen stößt, welche die Deutung der Teile erschweren. So werden bestimmte Körnchen, welche die üblichen Kernfarbstoffe speichern, jetzt meist für den Kernsubstanzen der höheren Pflanzen entsprechende Be-

Bakterien und  
Spaltalgen.

standteile in den Protoplasten der Bakterien und der sog. Spaltalgen (Zyano-phyzeen) gehalten. Wo solche Bestandteile im Zelleib verstreut sind oder sich nicht zu einem besonders abgeschlossenen Körper im Zytoplasma gesammelt haben, spricht man von „diffusen“ Kernen. Ebenso fällt es unter Umständen schwer bei solchen niederen Organismen, wenn sie grün gefärbt sind, den gefärbten Teil des Protoplasten gegen den ungefärbten als besonderen Chromatophor abzugrenzen: so vielfach bei den Spaltalgen. Zur Ergänzung des Bildes wäre hinzuzufügen, daß genannte Bakterien und Spaltalgen zu den alleruntersten Abteilungen des Pflanzenreichs gehören. Zudem liegen in den Bakterien die kleinsten Wesen vor, die uns zurzeit bekannt sind. Sie stellen der Hauptsache nach farblose Kügelchen, Stäbchen oder Schrauben vor, die uns erst durch die stärksten Vergrößerungen offenbart werden. Die Spaltalgen erreichen schon wesentlich größere Dimensionen und treten vornehmlich in Gestalt blaugrün gefärbter, zylindrischer oder perlschnurförmiger Zellreihen auf. — Die Schleim-

Ontogenie eines  
Schleimpilzes.

pilze (Myxomyceten), in deren „Ontogenie“, d. h. Entwicklungsgeschichte, jene Plasmodien gehören, die uns als nackte Protoplasamasse schon beschäftigt haben, besitzen gut abgegrenzte Kerne, und es sind bei ihnen auch paarige, auf Befruchtung hinweisende Kernverschmelzungen nachgewiesen worden, mit solchen darauf folgenden Kernteilungen, die wie Reduktionsteilungen aussehen. Befruchtungsvorgänge können sich somit in sehr tiefstehenden Abteilungen des Pflanzenreichs schon ausbilden, allem Anschein nach aber doch erst dann, wenn

bereits wohlabgegrenzte Kerne vorliegen. Den Bakterien und Spaltalgen gehen geschlechtliche Vorgänge demgemäß ab.

In dem großen Algenreich, das die Gewässer unseres Erdballs belebt, das im Meere sich in so mannigfaltigen Richtungen fortentwickelt hat und dort zu so bedeutender Formvollendung gelangte, kam es auf einer höheren Stufe der Gestaltung stets zur Ausbildung echter, aus embryonalen Zellen bestehender Vegetationspunkte. Am Ausgangspunkt aller Entwicklungsreihen stehen aber solche Arten, deren sämtliche Zellen sich noch annähernd gleich verhalten und übereinstimmend die Merkmale älterer, pflanzlicher Zellen zeigen. Die *Spirogyra*, jene grüne Süßwasseralge, mit der wir uns schon befaßt haben, um ihre grünen Chlorophyllbänder zu betrachten, besteht aus lauter gleichwertigen, zu einem unverzweigten Faden aneinander gereihten Zellen. Jede Zelle weist einen dünnen Wandbelag aus Zytoplasma auf, in welchem auch das grüne Chlorophyllband verläuft, und einen weiten, mit wässriger Flüssigkeit erfüllten Saft-raum. Sie verhält sich also wie eine ältere Gewebezelle der höher organisierten Gewächse. Ihr Zellkern liegt entweder im Wandbelag, oder er ist inmitten des Saft- raumes suspendiert an Zytoplasmafäden, die zum Wandbelag verlaufen, um dort an Stellen zu endigen, wo in den grünen Chlorophyllbändern je ein eiweißartiger, von kleinen Stärkekörnern umhüllter Körper, das sog. „Pyrenoid“, sich befindet. Diese Tatsache ist interessant, weil sie wieder auf bestimmte Beziehungen des Kerns zu den Stoffwechselvorgängen in der Zelle hinweist, Beziehungen, die uns schon mehrfach entgegentraten. In der Art, wie sich eine solche Spirogyrazelle teilt, weicht sie von einer mit Saft-raum ausgestatteten Gewebezelle der höher organisierten Gewächse einigermaßen ab. Die Erscheinungen, die das lebende Objekt bei seiner Teilung darbietet, sind überaus lehrreich und geeignet, die Eindrücke zu ergänzen, die wir bei dem Studium der Kern- und Zellteilung an fixiertem Material gesammelt haben. Die Pflanze lebt im süßen Wasser, ist nur eine Zelle dick, also durchscheinend, läßt sich somit unter ihr zusagenden Verhältnissen ohne alle Präparation im Wassertropfen bei entsprechender Vergrößerung beobachten. Ihr einziger Fehler besteht darin, daß sie sich des Nachts teilt. Doch diesem Fehler ist abzuhelfen. Man kühlt des Abends das Wasser, in welchem sich die Pflanze befindet, unter 5° C ab und erhält es kalt die Nacht über, indem man nur dafür sorgt, daß seine Temperatur nicht bis auf 0° sinkt. Erwärmt man das Wasser am nächsten Morgen, so stellen sich die Teilungen alsbald ein. Man hat für diese Untersuchung eine Spirogyra-art mit zentral aufgehängtem Kern gewählt. Das erste, was man bemerkt, ist eine Breitenzunahme dieses Kerns. An seinen beiden Endflächen hat sich zugleich mehr Zytoplasma angesammelt. Die Körnchen, die dieses Zytoplasma führt, bewegen sich hin und her, seine Grundmasse zeigt die Neigung, in Fäden, die senkrecht gegen die Endflächen des Kerns gerichtet sind, sich zu sondern. In den zytoplasmatischen Aufhängefäden wandern auch die Körnchen; sie strömen als Nahrung dem Zellkern zu. Eine halbe Stunde etwa nach Beginn des Vorgangs hat die im Saft-raum suspendierte Kernmasse wohl um das Vierfache

Ontogenie einer  
Spirogyra.

Zellteilung  
bei Spirogyra.



an Länge zugenommen. Sie erscheint jetzt als glasheller Zylinder. In diesem ist das Kernkörperchen, das sich zunächst scharf inmitten des Kerns zeichnete, nicht mehr zu unterscheiden. Die Körnchen, die an den beiden Endflächen des Kerns angesammelt waren, haben währenddem abgenommen. Eine Zeit lang herrscht dann Ruhe. Hierauf sieht man plötzlich die glashelle Substanz sich von den beiden Polen des Zylinders aus gegen seine Äquatorialebene hin in Fäden sondern. Zugleich läßt sich mehr oder weniger deutlich eine Verdichtung der Substanz in der Äquatorialebene erkennen. Es ist das die Kernplatte, die etwas stärker als die angrenzenden Spindelfasern das Licht bricht. Nähere Einblicke in den Bau dieser Kernspindel würden uns erst entsprechend fixierte und gefärbte Präparate gewähren, dann auch zeigen, daß hier ähnliche Sonderungen wie bei höher organisierten Pflanzen vorliegen. Auffällig könnte es uns vielleicht nur scheinen, daß die Spindelfasern nach den Polen zu nicht konvergieren, sondern daß sie annähernd parallel verlaufen; doch das kommt unter Umständen auch bei höheren Pflanzen vor. Der Fertigstellung der Kernplatte folgt eine Ruhepause, entsprechend der, auf die wir auch aus der häufigen Wiederkehr bestimmter Bilder in fixierten Präparaten höherer Pflanzen früher geschlossen hatten, und die den Wendepunkt im Teilungsvorgang bedeutet. Sie hält hier eine Viertelstunde etwa an. Darauf sieht man die Kernplatte sich spalten und ihre Hälften auseinanderweichen. Sie entfernen sich so rasch voneinander, daß ihre Bewegung schon bei nicht allzustarker Vergrößerung verfolgt werden kann. Der Raum zwischen den beiden Tochterkernplatten schimmert rötlich durch, innerhalb der dichteren Zytoplasmamasse, die ihn umhüllt. Die Substanz, die den Raum füllt, muß schwächer lichtbrechend sein. Der tonnenförmige Körper, in welchem diese Vorgänge sich abspielen, streckt sich weiter in die Länge. Die rege Tätigkeit, die in ihm herrscht, gibt sich in seinen Lageänderungen zu erkennen. Er schwankt hin und her, neigt sich bald nach dieser bald nach jener Seite. An seinen beiden Enden strahlt das Zytoplasma in Fortsätze aus, die zum protoplasmatischen Wandbelag verlaufen. Neue Fortsätze werden durch den Saft-raum entsandt, die tastend den äußeren Belag erreichen. Die beiden Tochterkernanlagen stellen ihre auffällige Bewegung ein, worauf die zytoplasmatische Mantelschicht, durch welche sie verbunden werden, sich in einzelne Stränge spaltet. So rasch spielt sich das alles ab, daß man vom Beginn des Auseinanderweichens der beiden Kernplattenhälften bis zu diesem Augenblick kaum 7 Minuten gezählt haben dürfte. Die Tochterkernanlagen sehen wie homogene, das Licht stärker als die Umgebung brechende Scheiben aus. Letztere schwellen nun an, so daß sie einen elliptischen Umriß erhalten, worauf in ihrem Innern mehrere durch besondere Lichtbrechung ausgezeichnete Kernkörperchen auftauchen. Schließlich vereinigen sich diese zu einem einzigen, großen Nukleolus. Die zwischen den beiden Tochterkernen ausgespannten Stränge wölben sich inzwischen immer stärker nach außen vor. Zum Unterschied von dem Zellteilungsvorgang bei höheren Pflanzen wird die Scheidewand, durch welche eine Spirogyrazelle halbiert werden soll, nicht zwischen den beiden Tochterkernen angelegt, sondern ihre Bildung schreitet von der Hautschicht der Mutterzelle

langsam nach innen fort. Etwa 45 Minuten nachdem der Zellkern die erste Teilungsregung verriet, stellen sich in halber Länge der Zelle innerhalb des protoplasmatischen Wandbelags die beginnenden Anzeichen der Zellteilung ein. Der Wandbelag erscheint dort etwas dicker und körnchenreicher. Die Körnchen werden ihm durch Ströme zugeführt, deren Bewegung sich verfolgen läßt. Seine ringförmige Anschwellung tritt bald deutlich vor. In Berührung mit der Hautschicht stellt sich eine Querstreifung des Zytoplasmaringes ein, die an den faserigen Bau der Phragmoplasten höher organisierter Pflanzen erinnert. Ähnlich wie in letzteren bilden die Zytoplasmastreifen, denen auch hier wohl kinoplasmatische Natur zukommt, eine Hautschicht, die als schmale Leiste sich der Mutterhautschicht anfügt. Dann spalten sich sowohl Ansatzstelle wie Leiste durch Ausscheidung einer Zellhautstofflamelle, die bis zur Mutterzellhaut reicht. Dieses Verfahren wird fortgesetzt durch Ergänzung der Hautschichtleiste und der Scheidewand in dieser an ihrer Innenkante. Der Ring aus Zytoplasma, in welchem dieses sich abspielt, verengt sich dementsprechend immer mehr. Er drückt gegen die Chlorophyllbänder, die dadurch gegen das Zellinnere vorgewölbt werden (Fig. 20 *ch*). Schließlich durchbricht er sie, um des weiteren auf die auseinanderspreizenden Stränge, welche die jungen Tochterkerne verbinden, zu stoßen und sie nach innen zu drängen. Die zusammengedrängten Stränge sehen alsbald wie eine Sanduhr aus. Schließlich begegnen sich die Innenränder des Zytoplasmaringes und verschmelzen zu einer Zytoplasmascheibe. Innerhalb dieser wird das noch fehlende Mittelstück der Querwand rasch ergänzt. Der ganze Teilungsvorgang einer solchen Spirogyrazelle von den ersten, sichtbaren Veränderungen am Zellkern an bis zur Fertigstellung der Scheidewand nimmt etwa 4 Stunden in Anspruch. Ich habe ihn hier eingehend geschildert, weil er mir besonders geeignet erscheint, unsere früheren, an fixierten Protoplasten gewonnenen Eindrücke zu ergänzen, und er uns zudem einen tieferen Einblick in das Leben eines solchen Mikrokosmos gewährt hat.

— Daß alle Zellen eines Spirogyrafadens gleichwertig sind, zeigt dieser Faden durch die Fähigkeit an, unter Umständen in seine Zellen zu zerfallen. Die Zellen trennen sich voneinander, und jede gibt durch fortgesetzte Teilungen einem neuen Faden den Ursprung. Das ist die einzige Art ungeschlechtlicher Vermehrung, über welche diese Alge verfügt. Zudem pflanzt sie sich auf geschlechtlichem Wege fort und führt uns, wenn sie es tut, diesen Vorgang in einer seiner einfachsten Formen vor die Augen. Zwei Fäden, die einander sehr ähnlich sind, dessenungeachtet als geschlechtlich verschieden gelten müssen, nehmen annähernd parallele Lage an und treiben gegeneinander kurze, warzenförmige Ausstülpungen. Es sind aller Wahrscheinlichkeit nach Einflüsse che-

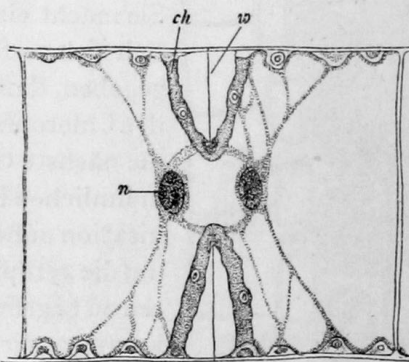
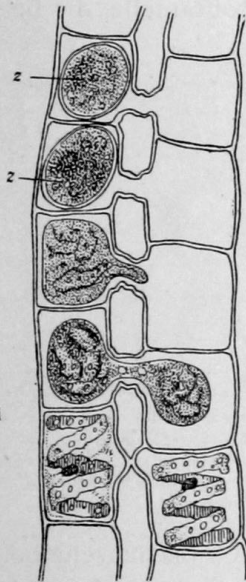


Fig. 20. Eine Spirogyrazelle in Teilung. *n* einer der beiden Tochterkerne, *w* die wachsende Scheidewand, *ch* ein durch letztere nach innen gedrängtes Chlorophyllband. Vergr. 250.

Befruchtung der  
Spirogyra.

mischer Art, sog. chemotaktische Reize, welche diese Erscheinung veranlassen, und zwar geht die stärkere Wirkung von dem Faden aus, der sich weiterhin als der weibliche zu erkennen gibt. Die Ausstülpungen der beiden Fäden treffen aufeinander und vereinigen sich. An den Vereinigungsstellen schwinden die trennenden Wände, während in den beiden Zellen die Protoplasten sich von der Zellwandung zurückziehen, abrunden, gegeneinander bewegen und schließlich kopulieren (Fig. 21). Die Protoplasten des einen Fadens fließen dabei in den andern über, weshalb man diesen letzteren als weiblichen bezeichnet. Aus den beiden Gameten, denn solche stellen diese beiden kopulierenden Protoplasten dar, geht die Zygote hervor. Diese Zygote stellt einen ellipsoidischen Körper dar, der mit Protoplasma dicht angefüllt ist, keinen Saft Raum aufweist und an



Keimung bei  
Spirogyra.

Fig. 21. Zwei Fäden von *Spirogyra quinina* in Kopulation. In z je eine schon fertige Zygote. Vergr. 250.

seiner Oberfläche sich mit einer derben Zellwandung umgibt. Sie macht einen längeren Ruhezustand durch, wobei ihr Inhalt sich verfärbt und bräunliche Töne annimmt. Es wird angegeben, daß nur die vom weiblichen Protoplasten stammenden Chlorophyllbänder in der Zygote erhalten bleiben, um auf die nächste Generation überzugehen, daß hingegen die vom männlichen Protoplasten stammenden der baldigen Desorganisation anheimfallen. Es wäre das einer der ersten Schritte, um die zytoplasmatische Vorherrschaft des weiblichen Gameten zu begründen. Die in der Zygote vereinten beiden Kerne kommen zur Vereinigung, wodurch ein diploider Keimkern entsteht. Bei der Keimung wird die Wandung der Zygote gesprengt, ihr Inhalt streckt sich fadenförmig, und ihr diploider Kern führt eine Reduktionsteilung aus. Seine beiden Tochterkerne teilen sich noch einmal und schaffen die Vierzahl der Kerne, wie sie uns von den Reduktionsteilungsvorgängen her schon bekannt ist. Alle vier haploiden Enkelkerne befinden sich in demselben Zellraum, da Zellteilungen ihre Vermehrung nicht begleitet haben. Da nun dieser Zellraum nur einen ein-

zigen Kern brauchen kann, löst er drei Kerne auf und behält nur einen. Das bekräftigt unsere Ansicht, daß der Reduktionsteilungsvorgang als solcher die Bildung von vier Kernen verlangt, sonst würde deren Bildung, da nur ein Kern hier nötig ist, unterbleiben. Und ähnlichen Erscheinungen begegnet man auch sonst häufig genug, sowohl im Pflanzenreich wie im Tierreich. — Georg Klebs\* gelang es, Spirogyren, die in Kopulation begriffen waren, Parthenogenesis aufzuzwingen, dadurch, daß er sie in 6prozentige Zuckerlösung oder in 1prozentige Nährsalzlösung überführte. Dann entstanden außer normalen Zygoten „Parthenosporen“, und zwar aus Gameten, die ohne Kopulation sich mit einer derben Zellwandung umgaben. Auch diese Parthenosporen geben dann je einem Spirogyrafaden den Ursprung. Es läßt sich annehmen, daß dies ohne vorausgehende Reduktionsteilung erfolgt. — Schon die erste Zelle eines Spirogyrafadens, die aus einer Zygote oder Parthenospore sich entwickelt, bildet einen Saft Raum aus und erhält dadurch das Aussehen einer älteren Pflanzenzelle. Von einem embry-

Parthenogenesis  
bei Spirogyra.



onalen Zustand könnte man somit bei einer solchen Pflanze nur in Beziehung auf die mit Protoplasma ganz angefüllte Zygote oder Parthenospore sprechen.

Die Zellteilung der *Spirogyren* hat eine nicht geringe Rolle in der Geschichte unserer Bestrebungen, einen Einblick in das Wesen der Zellteilungsvorgänge zu gewinnen, gespielt. Da man hier am lebenden Objekt das allmähliche Vordringen der Scheidewand von außen nach innen direkt verfolgen konnte, nahm man um die Mitte des vorigen Jahrhunderts an, daß dieses auch in allen anderen Fällen so geschehen müsse. Es kam sogar zeitweise die Vorstellung auf, es läge bei der Zellteilung eine mechanische Durchschnürung des Zellinhalts durch die in ihn hineinwachsende Zellhaut vor. Solche Anschauungen konnten sich nicht mehr halten, als die Erkenntnis durchbrach, daß im Protoplasma der Schwerpunkt aller Lebensvorgänge liege.

Die Zellteilung schließt sich bei *Spirogyra* unmittelbar der Kernteilung an, was jeder der beiden Tochterzellen einen Kern sichert. Doch ist die Verknüpfung beider Vorgänge nicht so innig wie bei den höheren Gewächsen, deren Phragmoplast zwischen die Tochterkernanlagen eingeschaltet und an ihnen direkt befestigt wird. In Wirklichkeit verlaufen bei *Spirogyra* Kern- und Zellteilung unabhängig voneinander und treten in gegenseitigen Verband erst in dem Augenblick, wo der an der Innenkante der vordringenden Scheidewand befindliche Zytoplasmaring mit den Zytoplasmasträngen in Berührung kommt, die zwischen den beiden Tochterkernen ausgespannt sind. Daher man durch Abkühlung sich teilender *Spirogyrazellen* unter  $0^{\circ}$  sowie durch anästhesierende Mittel wie Chloroform, Äther oder Chloralhydrat, die Trennung beider Vorgänge unschwer erreichen kann. Dann erhält die eine Tochterzelle oft beide Kerne, die andere wird kernlos. In solchen kernlosen Zellen unterbleiben dann verschiedene Lebensvorgänge und zeigen damit ihre Abhängigkeit vom Kern an.

Zeigt uns schon *Spirogyra*, daß Kern- und Zellteilung an sich selbständige Vorgänge sind, die nur für gemeinsame Aufgaben verknüpft werden, so lehren uns dies noch auffälliger vielkernige Zellen. Aus solchen Zellen baut sich die Algengattung *Cladophora* (Fig. 22) auf, eine Algengattung, der wir noch häufiger als der *Spirogyra* im Süßwasser begegnen. Bei ihr handelt es sich nicht um einen einfachen, unverzweigten Faden wie bei *Spirogyra*, sondern um einen verzweigten Fadenbüschel. Dieser flutet auch nicht frei im Wasser, ist vielmehr an einer Unterlage befestigt. Er läßt Scheitel und Basis unterscheiden und weist auch Scheitelwachstum auf. Jeder Faden des Büschels schließt mit einer

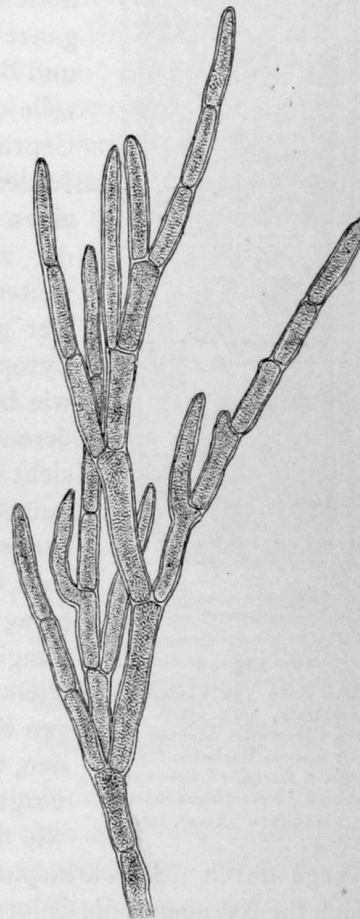


Fig. 22. Stück einer *Cladophora glomerata*. Vergr. 48.

Das alte Zellteilungsschema.

Beziehungen von Kern- und Zellteilung.

Teilung vielkerniger Zellen.

Ontogenie der *Cladophora*.

Ursprung der  
Scheitelzellen.

Zellteilung  
bei Cladophora.

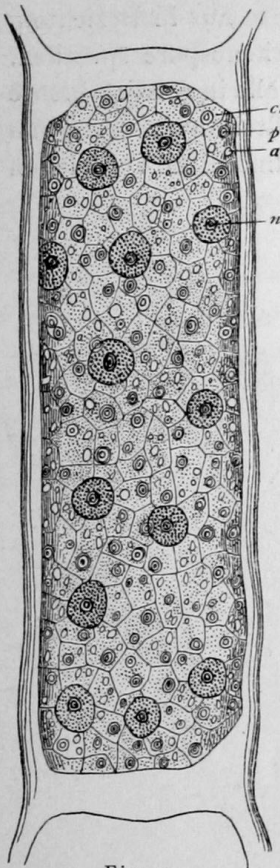


Fig. 23.

Eine Zelle von *Cladophora glomerata*, nach einem mit 1% Chromsäure fixierten und mit Karmin tingierten Präparate. *n* Kerne, *ch* Chromatophoren, *p* Pyrenoide, *a* Stärkekörnchen. Vergr. 540.

Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der *Cladophora*.

Wege durch „Schwärmosporen“ fort (Fig. 24). Um diese zu bilden, vermehren sich die Kerne und die Chlorophyllkörper im zytoplasmatischen Wandbelag der Zelle zunächst durch fortgesetzte Teilung, und dann spaltet sich der Wandbelag gleichzeitig in entsprechend viele Abschnitte. Diese runden sich gegeneinander ab und treten dann durch eine scharf umschriebene, in der Zellwand entstandene Öffnung aus ihrem Behälter heraus. Sie stellen birnförmig gestaltete, nackte Protoplasten dar (Fig. 24, 25A); an ihrem vorderen, zugespitzten Ende sind sie je nach der Art, der sie angehören, mit vier (Fig. 25A) oder zwei (Fig. 24) langen Wimpern versehen; sie führen einen Kern und einen Chlorophyllkörper, zudem unfern vom vorderen Ende, als Verdickung der Hautschicht, einen rot gefärbten Streifen, den sog. Augenfleck, unter dem ein linsenförmiger, mit homogener Masse erfüllter Raum liegt, welcher die Vorstellung stärkt, daß es sich in diesem Apparat um ein lichtempfindendes Organ

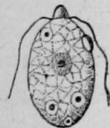


Fig. 24. Eine mit 1% iger Osmiumsäure fixierte Schwärmospore von *Cladophora glomerata*. Unterhalb ihres vorderen, zugespitzten Endes zwei Wimpern; in etwa halber Länge, der Zellkern; rechts der Augenfleck. Vergr. 500.

handle. So treten uns hier an einer unzweifelhaften Pflanze im Dienste der ungeschlechtlichen Vermehrung nackte, bewegliche, mit Augenfleck versehene Protoplasten entgegen, die somit Eigenschaften in sich vereinigen, die einst als charakteristische Merkmale des Tierreichs galten. Solche bewegliche Schwärmsporen kommen aber als Fortpflanzungsorgane fast allen grünen Algen zu. Nach einiger Zeit des Schwärmens setzen sie sich zur Ruhe, indem sie mit ihrem vorderen Ende an irgend einer Unterlage festhaften. Sie scheiden nunmehr Membranstoff an ihrer Oberfläche aus, umgeben sich mit einer Zellhaut, nehmen an Größe zu, bilden einen Saft Raum aus und eignen sich so allmählich die spezifisch pflanzlichen Merkmale an. Die Kerne vermehren sich in dem Keimling, er führt Zellteilungen aus und ist bald zu einem neuen Cladophora-faden herangewachsen. — Dieselben Cladophoren, die sich in solcher Weise ungeschlechtlich vermehren, bilden auch bewegliche Gameten für den Befruchtungsvorgang aus. Dann werden die Kern- und Chromatophorenteilungen im zytoplasmatischen Wandbelag der Zelle länger fortgesetzt, und die sich einstellende Vielzellbildung liefert entsprechend kleinere Schwärmer (Fig. 25 B). Bei solchen Arten, deren ungeschlechtliche Schwärmer mit vier Wimpern ausgestattet sind (Fig. 25 A), kommen diesen geschlechtlichen nur zwei (Fig. 25 B) Wimpern zu. Wenn Gameten aus verschiedenen Zellen, die vielleicht auch verschiedenen Individuen angehören müssen, im umgebenden Wasser einander begegnen, stürzen sie aufeinander los, um sich paarweise zu vereinigen (Fig. 25 B). Auch hier dürfte es eine chemotaktische Anziehung sein, die sie zusammenführt. Sie treffen mit dem vorderen Ende aufeinander, vereinigen sich dort, legen sich dann seitlich um, verschmelzen der Länge nach und fahren eine Zeitlang fort, weiter zu schwärmen. Daß es sich jetzt um eine schwärmende Zygote handelt, erkennt man daran, daß sie zwei Augenflecke (Fig. 25 B, c) hat; auch besitzt sie vier Wimpern statt zweier. Schließlich hört ihre Bewegung auf, sie rundet sich ab, scheidet eine Zellhaut aus und tritt nach verhältnismäßig kurzer Ruhezeit in Keimung ein (Fig. 25 C).

Eine eigenartige Ausgestaltung hat die pflanzliche Zelle in der Familie der Schlauchalgen, der *Siphonales*, erlangt. Zu dieser Familie grüner Algen gehört die auffällige Gattung *Caulerpa* (Fig. 26). Ihre europäische Art, *Caulerpa prolifera*, bildet im Mittelmeer in geringer Tiefe förmliche Wiesen. Der Uneingeübte, der diese Pflanze zu sehen bekommt, mag denken, daß sie einer weit höheren Abteilung des Pflanzenreichs angehört. Denn sie besitzt einen gestreckten, stengelartigen Körperteil (a), der auf dem Grunde des Meeres hinkriecht, nach oben flache, blattartige, grüne Gebilde (b), welche die Assimilationsarbeit verrichten, und nach unten reichverzweigte, wurzelartige Fortsätze (r), die der Befestigung dienen, entsendet. Dabei weisen diese Teile Dimensionen

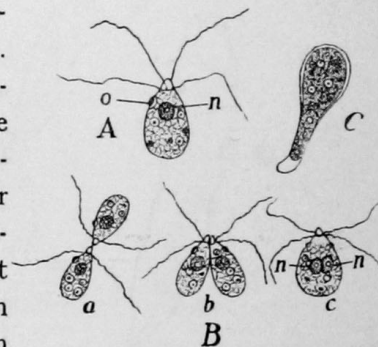


Fig. 25. Schematisierte Abbildung einer ungeschlechtlichen Schwärmspore in A, des Kopulationsvorgangs in B a, b, c und der Keimung einer Zygote C. o Augenfleck, n Kerne. Gewählt ist eine marine Cladophoraart mit Schwärmsporen, die vier, und Gameten, die zwei Wimpern besitzen. Vergr. etwa 400.

Gliederung der Caulerpazelle.



auf, wie sie bei höher organisierten Gewächsen üblich sind. Das Auffälligste an dieser Pflanze ist aber das, was erst die mikroskopische Untersuchung offenbart. Sie zeigt, daß dieser ganze Organismus einzellig ist, und daß es sich bei aller seiner Gliederung nur um die Ausstülpungen desselben Zellraumes handelt. Die Membran an seinen stengel- und blattartigen Gliedern erlangt bedeutende Dicke, wie solche unter den gegebenen Verhältnissen erforderlich ist. Ihr entspringen Balken, die quer in den Zellraum hineinragen und aus demselben Membranstoff wie die Außenwand bestehen. Durch längsverlaufende Balken werden die querverrichteten verbunden. Der Außenwand schmiegt sich der von seiner Hautschicht umgrenzte Protoplast an. Sein Zytoplasma bildet einen

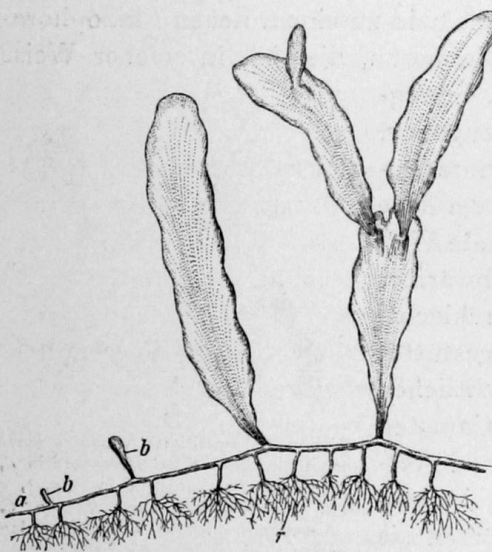


Fig. 26. *Caulerpa prolifera*. Die feinen Linien auf den Thallusblättern bezeichnen die Plasmaströme. *a* Fortwachsende Spitze der Thallusachse, *bb* junge Thalluslappen, *r* Rhizoide.  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.

Wandbelag, umhüllt die Balken und ist auch zu freien Strängen ausgespannt, die den mit wässriger Flüssigkeit erfüllten Saft Raum durchsetzen. Überall sind zahlreiche Kerne im Zytoplasma vertreten; zu ihnen gesellen sich in den blattartigen Organen kleine Chlorophyllkörner. In den freien Protoplasmasträngen ist eine lebhaft Strömung zu beobachten, die auch aus einem Organ des Körpers in das andere sich fortsetzen kann. — Es liegt also in diesem ganzen Organismus schlechterdings nur eine einzige Zelle vor, ein einziger, von einer kontinuierlichen Hautschicht umgebener Protoplast. Seine Weiterentwicklung vollzieht sich an dem vorderen Ende des stengelartigen Teiles. Dort befindet sich der Vegetationspunkt, der mit Protoplasma besonders reichlich versehen ist. Er wächst weiter, während in einiger Entfernung von seiner Spitze sich die Anlagen für die blattartigen und die wurzelartigen Glieder vorstülpen. Was im Pflanzenreich sonst durch Zellvermehrung, Gewebebildung und die Verteilung verschiedener Tätigkeiten auf bestimmte Zellen und Gewebe erreicht wird, kommt hier durch die Gliederung eines einzigen Zellkörpers und die Übernahme der einzelnen Aufgaben durch seine verschiedenen Abschnitte zustande. Diese haben auch die ihrer Funktion entsprechende Gestalt aufzuweisen. Die assimilierenden Teile, für die es gilt möglichst viel Lichtstrahlen aufzufangen, sind blattartig abgeflacht; die der Befestigung am Meeresgrunde dienenden Organe wurzelartig gestaltet und wie Wurzeln verzweigt; der die Leitung der Assimilate nach den Verbrauchsorten besorgende Teil: stengelartig und lang gestreckt. Je nach ihrer Funktion reagieren diese verschiedenen Abschnitte desselben Protoplasten auch anders auf die von außen wirkenden Reize. Der durch das Licht bestimmte „Phototropismus“, der unter dem Einfluß der Schwerkraft stehende „Geotropismus“ zwingen den stengelartigen Teilen eine horizontale, den blattartigen eine emporgerichtete,

den wurzelähnlichen eine abwärts strebende Richtung auf. — Die *Caulerpa prolifera* vermehrt sich dadurch, daß ihre stengelartigen Teile sich an ihrer vorderen, fortwachsenden Spitze reichlich verzweigen, an ihrem hinteren Ende aber langsam absterben, die Zweige also mit der Zeit selbständig werden. Eine andere Art der Fortpflanzung hat man bei den Caulerpen bisher nicht aufzufinden vermocht, während andere Siphonales sich ähnlich wie *Cladophora* verhalten. Es ist, als hätte jene Gattung die Fähigkeit, Schwärmsporen und Gameten zu bilden, eingebüßt und sich ausschließlich auf vegetative Vermehrung eingerichtet, was sehr eigenartig wäre.

Trotz seiner fortgeschrittenen, äußeren Gliederung und der weitreichenden Arbeitsteilung unter diesen Gliedern zeigt der Protoplast einer *Caulerpa* an allen Stellen seines Körpers einen übereinstimmenden, und zwar verhältnismäßig einfachen, pflanzlichen Bau. Man begegnet an ihm weder besonderen Strukturierungen der Hautschicht noch des Innenplasmas. Das pflegt im allgemeinen anders bei einzelligen Tieren zu sein, deren Protoplast es oft zu auffälligen, mit bestimmten Leistungen zusammenhängenden Sonderungen brachte. Bei den Wimperinfusorien, den Ciliaten, erreichen letztere einen solchen Grad der Komplikation, daß man diese Tiere lange Zeit nicht als einzellig wollte gelten lassen. An der Oberfläche des Körpers befindet sich da zunächst die deutlich abgesetzte, festere „Pellikula“, die mit Wimpern bedeckt ist und an einer Stelle des Körpers sich trichterförmig einstülpt, um eine Art Speiseröhre herzustellen. Die durch diese Röhre eingeführte Nahrung wird in eine an ihrem Grunde sich bildende Vakuole aufgenommen, die von der im Körperinnern herrschenden Strömung erfaßt und herumgeführt wird. Die unverdaulichen Reste stößt der Körper dann an einer bestimmten Stelle seiner Oberfläche, die als „Zellenafter“ bezeichnet wird, hinaus. Zu dem allem kommen noch kontraktile Vakuolen in konstanter Zahl und Lagerung hinzu, oft auch Kanäle, die in sie münden und ihnen Stoffe zuführen, die dann nach außen gepreßt werden. Daß ein Protoplast es nur bei nacktem Körper, freier Beweglichkeit und den weit schwierigeren Bedingungen tierischer Ernährungsweise zu einem so zusammengesetzten Bau bringen konnte, ist leicht einzusehen. Die Kernverhältnisse bei solchen Wimperinfusorien weichen von den gewohnten Befunden auch insofern ab, als sie in ihrem Körper neben einem großen „Hauptkern“ einen kleinen „Nebenkern“ führen. Es hat sich eine lehrreiche Scheidung der sonst in demselben Kern vereinigten Substanzen bei diesen Wesen vollzogen, so zwar, daß der mit Kernfarbstoffen sich intensiv tingierende Hauptkern, dem Anschein nach, nur noch zu den somatischen Leistungen des Zelleibs in Beziehung steht, der Nebenkern die generativen Vorgänge beherrscht, somit den Geschlechtskern des Protoplasten darstellt. Bei jeder Teilung eines Wimperinfusors verdoppelt sich der Nebenkern, mit Spindelbildung auf karyokinetischem Wege, während der Hauptkern sich streckt, biskuitförmig gestaltet und schließlich durchschnürt. Der Nebenkern benimmt sich also nicht anders als sonst der Kern bei Zellteilungen, an welche Entwicklungsvorgänge geknüpft sind, während der Hauptkern sich so verhält wie die Kerne jener pflanzlichen Zellen, die sich nicht weiter teilen sollen, von ferneren Gestaltungsvorgängen ausgeschlossen

Sonderungen im Protoplasten einzelliger Tiere.

Bau der Wimperinfusorien.

Zweierlei Kerne der Wimperinfusorien.

Teilung der Wimperinfusorien.

Befruchtung  
der Wimperin-  
fusorien

Reduktions-  
teilung und Gene-  
rationswechsel.

bleiben, und denen es nur darauf ankommt, gewisse Bestandteile der Kernsub-  
stanz für nahrungsphysiologische Zwecke zu vermehren. Wir erinnern uns im  
besonderen an das, was uns die langen Internodialzellen der Charazeen in dieser  
Beziehung lehrten. — Zur Einleitung des geschlechtlichen Vorgangs sehen wir  
zwei Wimperinfusorien sich aneinander legen und durch eine Kopulations-  
brücke vereinigen. In jedem der beiden Individuen gehen aus dem Nebenkern  
vier Kerne hervor, was mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß ein Reduktions-  
teilungsvorgang sich vollzogen hat. Die Berechtigung dieser Schlußfolgerung  
wird durch den weiteren Umstand bestärkt, daß von den vier Kernen nur einer  
erhalten bleibt, drei zugrunde gehen. Der verbleibende Kern teilt sich dann  
noch einmal, worauf jedes der beiden Individuen einen Kern durch die Kopu-  
lationsbrücke in das andere Individuum entsendet, einen Kern aber zurückbehält.  
Der eintretende Kern vereinigt sich mit dem zurückgebliebenen zu einem ein-  
zigen Keimkern. Hierauf trennen sich die beiden Tiere voneinander. Ihr  
Hauptkern zerfällt in Stücke und schwindet; ihr Keimkern teilt sich in zwei  
Kerne, von denen der eine als Nebenkern, Geschlechtskern, verbleibt, der an-  
dere zum neuen Hauptkern sich umbildet. Die zwei Kernteilungen, die zur Bil-  
dung von vier Kernen in jedem der beiden im Geschlechtsakt vereinten In-  
fusorien führen, müßten uns ganz unverständlich erscheinen, wüßten wir nicht,  
daß jede Reduktionsteilung die Entstehung von vier Kernen bedingt. Aus dem-  
selben Grunde sahen wir ja auch vier Kerne in der keimenden Zygote der *Spiro-  
gyra* auftreten, ungeachtet der Keimling nur für einen Kern Verwendung hat.  
Während bei *Spirogyra* die Reduktionsteilung auf die Befruchtung unmittelbar  
folgte, geht sie ihr bei den Wimperinfusorien ebenso unmittelbar voraus, und  
die neuentstandene Generation behält den dem Befruchtungsvorgang entstam-  
menden Kern lebenslänglich bei. Die Infusorien sind eben nicht haploide Wesen,  
wie *Spirogyren* oder andere Fadenalgen, sondern diploide Geschöpfe. Ich habe  
früher schon darauf hingewiesen, wie sehr die Entwicklungsvorgänge im Tier-  
reich von Anfang an dazu neigten, das diploide Befruchtungsprodukt zu fördern.  
Es dürfte das Vorhandensein jedes Chromosoms in Zweifelszahl innerhalb der di-  
ploiden Kerne eine Zunahme der Leistungsfähigkeit bedingt haben, die bei der  
raschen Steigerung der an die Lebensführung der Tiere gestellten Ansprüche eine  
besondere Bedeutung für sie gewann und die Ausbildung einer diploiden Gene-  
ration begünstigte. Diese mag dann rasch die Herrschaft über die haploide Ge-  
neration gewonnen haben, die, da sie selbst noch auf einer niedrigen Stufe  
der Ausgestaltung sich befand, leicht in die diploide Generation ganz auf-  
genommen werden konnte. Von der haploiden Generation wäre somit bei den  
Wimperinfusorien nur der Reduktionsteilungsvorgang und die darauf folgende  
Teilung des einen der so erzeugten vier Kerne zurückgeblieben, so wie sie sich  
beide im Körper der diploiden Generation vollziehen.

Auch dem Laien fällt auf, daß verhältnismäßig nahverwandte Pflanzen  
sehr bedeutende Größenunterschiede zeigen können. Die durch ihren Bau so  
auffälligen „Schmetterlingsblüten“ der Papilionaceen sind ihm sowohl an den



krautartigen Erbsen, als auch an den strauchförmigen Ginstern und der zum hohen Baum emporwachsenden Robinie begegnet. Die vielen Übereinstimmungen zwischen winzigen Gräsern und riesigen Bambusen werden ihm vielleicht auch nicht entgangen sein, da diese Pflanzen die gemeinsamen Merkmale der Gramineen deutlich zur Schau tragen. Die mikroskopische Untersuchung der Gewebe solcher Pflanzen lehrt trotzdem, daß sie aus annähernd gleich großen Zellen bestehen. Nur die Zahl der Zellen ist entsprechend verschieden. Zwischen der Gesamtgröße einer gegebenen Pflanzenart und der Größe ihrer Bausteine ist somit kein bestimmtes Verhältnis vorhanden. Auch unterscheiden sich Riesen und Zwerge derselben Pflanzenart nicht etwa durch die Größe ihrer Zellen, vielmehr nur durch ihre Zellenzahl. So wird ein klein ausgefallenes Laubblatt an einer Pflanze nur weniger Zellen wie ein bevorzugtes Nachbarblatt, nicht aber kleinere Zellen besitzen. Andererseits wissen wir bereits, daß die Chromosomenzahl in den Kernen, bei sonst gleicher Größe dieser Chromosomen, von Einfluß auf den Kernumfang ist, und daß im besonderen eine Vermehrung der Chromosomensätze, wie das Beispiel der *Oenothera gigas* uns lehrte, die Größenzunahme der Kerne und damit auch ihrer Zellen zur Folge hat. Als mittlere Größe für annähernd isodiametrische Zellen dünnwandiger Gewebe ist bei höher organisierten Pflanzen ein Durchmesser von 0,01 bis 0,09 mm festgestellt worden. Daraus läßt sich somit eine annähernde Vorstellung der Dimensionen gewinnen, die den Bausteinen der uns umgebenden Pflanzenwelt zukommt. Diese Größe kann aber von Zellen, die sich besonderen Aufgaben angepaßt haben, bedeutend überschritten werden. Die Bastfasern mancher Nesselgewächse (*Urticaceen*) erreichen ausnahmsweise bis 200  $\mu$ m, und von den Milchröhren wissen wir bereits, daß sie bei gewissen Wolfsmilcharten meterlang werden können.

Die Siphonales, dieselben Schlauchalgen, zu welchen die Caulerpen gehören, haben, den eingeschlagenen Weg weiter einhaltend, durch Verzweigung ihres einen Protoplasten auch sonst noch sehr eigenartige Pflanzenkörper hervorgebracht. Da fällt am Mittelmeer unter den Algen, die der Sturm an den Strand geworfen hat, ein Gebilde auf, das ganz eine *Opuntia* in Miniatur ist. Abgeflachte, nierenförmige Glieder, die nur an einer schmalen Stelle zusammen hängen, folgen aufeinander, in ganz ähnlicher Weise, wie das im großen die flachen Stengelglieder der amerikanischen Opuntien tun, die sich so stark in den wärmeren Mittelmeerländern verbreitet haben. Und ähnlich ist auch die Verzweigung in beiden Fällen, die darauf beruht, daß zwei Glieder dem oberen Rande des vorhergehenden Gliedes entspringen. Wird die Alge, die den Namen *Halimeda Tuna* führt, mikroskopisch untersucht, so stellt sich heraus, daß sie aus zahlreichen grünen Schläuchen aufgebaut ist, die sich in der Ebene des abgeflachten Gliedes reichlich verzweigen, ihre letzten Zweige aber senkrecht zu dessen Oberfläche stellen, wo sie blasig anschwellend in festen seitlichen Verband treten. Daher die Oberfläche eines solchen Gliedes fazettiert erscheint. Durch das ganze innere Verzweigungssystem der Schläuche setzt sich derselbe ungeteilte Protoplast fort, der somit durch Zusammenfügung seiner Ausstül-

Zellgröße.

Gewebebildung  
durch seitlichen  
Zusammenschluß.

pungen einen solchen komplizierten Aufbau zustande bringt. Andere Beispiele würden zeigen, welche Mannigfaltigkeit der Gestaltung innerhalb dieses eigenartigen Aufbaues möglich war. Doch das kann an dieser Stelle nicht geschehen, Nur möchte ich noch darauf hinweisen, daß auch jene bis kinderkopfgroßen, sammetartig schimmernden, grünen, außen dichten, im Innern ganz locker gebauten Kugeln, die das Mittelmeer manchmal an den Strand wirft, und die der Uneingeweihte mit Erstaunen betrachtet, zu den Schlauchalgen gehören und *Codium bursa* heißen. Ihre Oberfläche wird ebenfalls aus Schläuchen aufgebaut, die senkrecht zur Oberfläche gerichtet und seitlich aneinander gefügt sind. Ganz offen bleiben übrigens bei den Codiumarten die Wege nicht, die durch das ganze Schlauchsystem führen, indem an den Verzweigungsstellen nachträglich oft Wandverdickungen auftreten, die den Durchgang verengen oder auch ganz abschließen. Um einen Zellteilungsvorgang handelt es sich dabei nicht, sondern nur um örtliche Verstopfungen.

Gewebbildung durch Verflechtung. Wie bei solchen Schlauchalgen durch bestimmte Zusammenfügung der Verzweigungssysteme etwas zustande kommt, das an ein Gewebe der höher organisierten Pflanzen erinnert, so kann in anderen Fällen Ähnliches auch durch eine Verflechtung von Zellfäden erreicht werden. Das zeigen uns im besonderen die Pilze. Fadenförmige Schläuche, sogenannte Hyphen, sind es, aus denen ihr vegetativer Körper besteht. Diese Hyphen sind ungegliedert oder gegliedert. Die ungegliederten Hyphen stellen einen einzigen, farblosen, vielkernigen Protoplasten dar, die gegliederten einen solchen, der durch Querwände in eine Reihe vielkerniger Protoplasten sich zerlegt hat. Der vegetative Pilzkörper, das sogenannte Myzel, besteht nun im einfachsten Falle aus getrennt verlaufenden Hyphen, in weniger einfachen Fällen aus Strängen, zu denen sich die Hyphen verflochten haben. Solch eine Verflechtung pflegt in den äußeren Teilen des Stranges dichter als in den inneren zu sein, und dann eine Art Rinde und Mark herzustellen. Auch die größten Fruchtkörper der Pilze, so die Gebilde, die wir für gewöhnlich als Schwämme bezeichnen, wie Fliegenschwamm, Feuerschwamm u. dgl. m., sind nur Hyphenverflechtungen. Unter Umständen werden solche Verflechtungen so fest, der seitliche Zusammenhang der Hyphen so innig, daß man wirklich an Querschnitten meinen könnte, das Gewebe einer höher organisierten Pflanze vor Augen zu haben.

Gewebbildung durch Zellteilung. Doch die Leistungen, die auf solchen Wegen im Pflanzenreich erzielt wurden, blieben unvollkommen. Höhere Aufgaben vermochte erst die aus Zellteilung hervorgegangene Gewebbildung\* zu erfüllen, an welche eine vollkommener Arbeitsteilung und fortschreitende Sonderung im Bau anknüpfen konnte. Durch das Gerüstwerk der Wandungen solcher Gewebe wurde zudem die Festigung des ganzen Pflanzenkörpers sehr gefördert.

Zunehmender Gegensatz von Scheitel und Basis. In dem Maße, als die Zellenzahl im Körper des Individuums wuchs, prägte sich auch die Polarität stärker an ihm aus: ein Gegensatz von Scheitel und Basis. Die für das Pflanzenreich bezeichnende Art der Ontogenie, mit nicht abgeschlossener Entwicklung, führte zur fortschreitenden Ausgestaltung der Vegetationspunkte und der Schutzeinrichtungen, die für sie dann nötig wurden.

Am Scheitel der *Cladophora* fanden wir bereits eine Scheitelzelle vor, doch ihr Inhalt war nicht embryonal, ihre Zellhaut nicht dünner, als die der auf sie folgenden Gliederzellen. Bei *Cladophora* sahen wir auch die Gliederzellen noch bei ihrem einfachsten Teilungsmodus verharren, d. h. nur quere Wände bilden. Bei höher organisierten Algen stellen sich in ihnen auch Längswände ein, und sie werden in ein Gewebe mit steigender Zellenzahl zerlegt, gegen welches die Scheitelzelle immer auffälliger vortritt. Im weiteren Verlauf der pflanzlichen Entwicklung verändert die Scheitelzelle ihre Gestalt. Sie wird zweischneidigkeilförmig, oder dreiseitig-pyramidal (Fig. 27), grenzt dann „Segmente“ ab, die abwechselnd nach rechts und links

Stärkere Ausprägung der Scheitelzelle.

oder die nach drei verschiedenen Richtungen geneigt sind, und die im letzten Falle in einer Spirale aufeinander folgen. Solche Scheitelzellen sind zwischen ihre jüngsten Segmente versenkt (Fig. 27). Ihre Grundfläche wölbt sich konvex nach außen vor. Ihr Inhalt, so wie jener der sich noch lebhaft teilenden Segmente, hat embryonalen Charakter aufzuweisen; die Wände aller dieser Zellen sind noch sehr dünn und müssen geschützt werden, was zunächst vielfach durch Vertiefung des Vegetationspunktes in älteres Gewebe, weiterhin durch das Zusammenneigen seitlicher Anlagen über ihm erreicht wird. Bei den Landpflanzen tritt an der diploiden Generation jetzt auch eine Wurzel auf, die das Nähr-

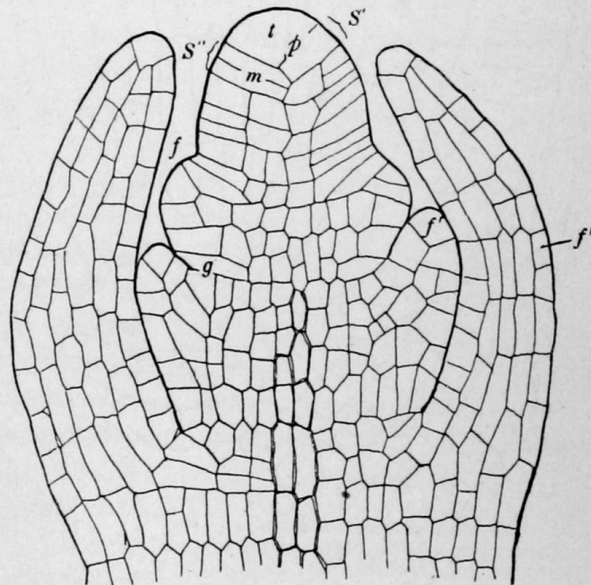


Fig. 27. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationskegel von *Equisetum arvense*; *t* die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, *p* die letzte Teilungswand dieser Scheitelzelle, *s'* das letztgebildete Segment, *s''* das vorletzt gebildete, durch die Wand *m* geteilte Segment, *f* Anlage eines Blattwirtels, *f'* die nächstältere Blattwirtelanlage, *f''* die noch ältere, *g* eine für die Anlage eines Seitensprosses bestimmte Zelle. Vergr. 240.

wasser aus dem Boden schöpfen und den oberirdischen Sprossen ihre Entwicklung in der freien Luft ermöglichen soll. Auch diese Wurzel wächst mit einem Vegetationspunkte (Fig. 28), der im Boden geschützt werden muß. Da sie nun nicht, wie die oberirdischen Sprosse, über Blattanlagen verfügt, welche die embryonalen Gewebe ihres Vegetationspunktes decken könnten, legt sie eine Wurzelhaube (Fig. 28 *k*<sup>n</sup>), die „Kalyptra“, an. Bei den farnartigen Gewächsen, die als die ersten zur Wurzelbildung schritten, weisen die Vegetationspunkte eine der zuvor schon geschilderten entsprechende, dreiseitig pyramidale Scheitelzelle auf (Fig. 28 *t*). An der Wurzelspitze bildet diese Scheitelzelle aber nicht allein durch geneigte Wände seitliche Segmente, sondern auch durch Querwände Segmente nach außen (Fig. 28 *k*), welche letzteren durch ihre weiteren Teilungen die Wurzelhaube aufbauen. In dem Maße, als diese Wurzelhaube an ihrer äußeren, den Boden berührenden Oberfläche leidet, wird sie von innen aus ergänzt. — Der weitere Gang der phylo-

Ursprung der Wurzelhaube.



Verlust  
der Scheitelzelle.

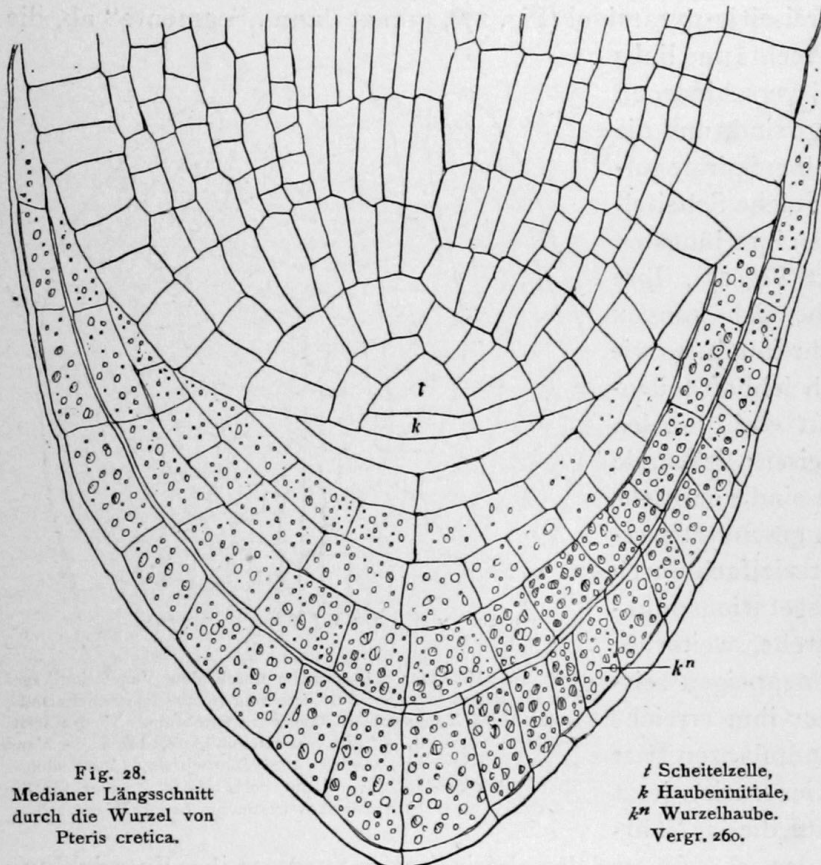
genetischen Fortentwicklung bringt an Sproß und Wurzel den Verlust der Scheitelzelle mit sich. Es greifen die Teilungen der Segmente gewissermaßen auf die Scheitelzelle über, so daß sie in mehrere Zelletagen zerlegt wird. Das Endergebnis dieser Veränderungen ist, daß ein medianer Längsschnitt den Sproßscheiden aus mehr oder weniger zahlreichen Schichten embryonaler Zellen aufgebaut zeigt, die sich mantelförmig decken (Fig. 29). Bei vollkommener Ausgestaltung zeigen diese Zellschichten sehr regelmäßigen Bau und Verlauf. Sie stellen, wie Julius Sachs zuerst erkannte, eine Schar konfokaler Parabeln dar. Auch geben sie

überall deutlich eine rechtwinklige Schneidung der Scheidewände zu erkennen. Ein solcher „Vegetationskegel“ nimmt zugleich an Zellenzahl und an Ausdehnung zu. Er pflegt sich merklich vorzuwölben und wird deshalb als Vegetationskegel bezeichnet. —

Blattanlagen treten als Höcker unter den Vegetationspunkten der Sprosse vor (Fig. 2 f, 27 f, 29 f).

Blattanlagen.

Fig. 28.  
Medianer Längsschnitt  
durch die Wurzel von  
*Pteris cretica*.



t Scheitelzelle,  
k Haubeninitiale,  
k'' Wurzelhaube.  
Vergr. 260.

Solange diese Vegetationspunkte noch mit Scheitelzelle wachsen, beginnt auch die Anlage des Blattes ihre Entwicklung mit einer Scheitelzelle und zwar einer zweischneidigen, die nach rechts und links Segmente bildet. Eine solche Scheitelzelle geht naturgemäß aus einer peripherischen Zelle des Vegetationskegels hervor. So fanden wir es bei den Farnkräutern. Früher als der Sproßscheiden haben während der weiteren Entwicklung des Pflanzenreichs die Blattanlagen ihre Scheitelzelle verloren, so bei den Schachtelhalmen (*Equiseten*) (Fig. 27), deren Sproßscheiden von einer großen dreieckig-pyramidalen Scheitelzelle gekrönt wird, während etwas tiefer aus dem Vegetationskegel ein Blattwall sich vorwölbt, der an seiner oberen Kante mit zahlreichen Randzellen weiterwächst (Fig. 27 f). Bei den Phanerogamen ist keine Scheitelzelle am Sproß mehr vorhanden, und nicht die äußerste, sondern die nächst tiefere Zellschicht tritt unter seinem Gipfel in

Teilung ein, um den Blättern den Ursprung zu geben. — Die Verzweigung der Sprosse vollzieht sich bei einem Teil der farnartigen Gewächse durch Gabelung des Vegetationskegels, oder durch einen Vorgang, der sich von der ursprünglichen Gabelung ableiten läßt, bei der aber einer der beiden Gabeläste schon von Anfang an schwächer ist und sich seitlich verschoben zeigt. Bei den Phanerogamen tritt die Verzweigung der Sprosse in deutlicher Abhängigkeit von den Blattanlagen ein, die neuen Sprosse wölben sich als Höcker in den Blattachseln vor (Fig. 2 g). — Die Anlage neuer Blätter und Sprosse erfolgt im allgemeinen in Richtung des Scheitels, so daß die jüngsten dieser Gebilde ihm die nächsten sind. Die jungen Blätter schließen über dem Sproßscheiden zur Knospe zusammen (Fig. 2), um ihm und seinen jüngsten Anlagen Schutz zu gewähren. Für die kalte Jahreszeit richten sie sich auf gesteigerte Leistung ein und bilden besonders widerstandsfähige Winterknospen. — In gleicher Zeit, wie die Vegetationspunkte der Sprosse, verlieren auch die der Wurzeln ihre Scheitelzelle. Ihr embryonales Gewebe weist dann die nämlichen Zellarrangements in Mantelschichten auf, wie sie den Sprossen eigen sind (Fig. 30). Die äußerste dieser Schichten, bzw. ein ihr nach außen folgendes Bildungsgewebe, das „Kalyptragen“, das für diese besondere Aufgabe ausgestaltet wurde, sind es nun, die in der Mehrzahl aller Fälle durch fortgesetzte Zellbildung die Wurzelhaube verstärken.

Eine eigenartige Vorrichtung zum Schutz besonders schlanker Vegetationskegel, die bei Geradstreckung stark gefährdet sein würden, bieten verschiedene Wasserpflanzen dar, mit den Seealgen beginnend bis zu den Phanerogamen. Sie rollen ihren Vegetationskegel schneckenförmig ein, so daß seine jüngsten, zartesten Teile durch die Windungen der älteren gedeckt werden.

Seitenwurzeln sind bei ihrer Anlage in der Mutterwurzel von einer besonderen Gewebeschicht umhüllt, die als „Tasche“ bezeichnet wird. Diese Tasche wird alsbald abgestoßen, und nur die Wurzelhaube deckt dann ihren Scheitel. Doch gibt es auch monokotyle Wasserpflanzen, die als Schutz ihrer Wurzelspitzen dauernd die Taschen behalten. So ist es z. B. beim Froschbiß (*Hydrocharis morsus ranae* L.), dessen schwimmende, runde Blätter und weiße Blüten wir oft auf unseren stehenden Gewässern zu sehen bekommen. Hebt man solche Pflänzchen aus dem Wasser heraus, so erkennt man die Scheiden, in denen die Enden der Wurzeln stecken, schon mit dem bloßen Auge. Wurzelhauben werden durch sie überflüssig gemacht und kommen auch gar nicht zur Ausbildung.

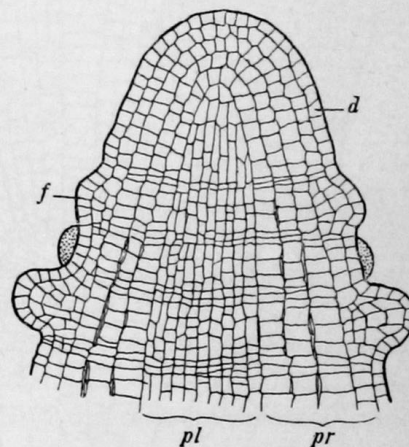


Fig. 29. Medianer Längsschnitt durch den Vegetationskegel von *Hippuris vulgaris*, ohne Scheitelzelle, mit mantelförmig sich deckenden Zellschichten. Die äußerste dieser Zellschichten *d* wird als Dermatogen bezeichnet, weil aus ihr tiefer die Oberhaut hervorgeht; die Zellschichten *pr* heißen Periblem, sie geben der Rinde den Ursprung, aus dem inneren Gewebezylinder *pl*, dem Plerom, wird der Zentralzylinder des Sprosses erzeugt. Bei *f* die jüngsten Blattanlagen. Die schwarzen Längsstreifen zwischen den Zellen: mit Luft erfüllte Zwischenzellräume. Vergr. 240.

Verzweigung der Sprosse.

Schutz der Vegetationspunkte.

Wurzeln ohne Scheitelzelle und ihre Haube.

Seitenwurzeln.

Wurzeltasche.

Die Zelle im  
Gewebeverband.

Zwischenzell-  
räume.

Wir wissen bereits, daß bei jeder Zellteilung die neu entstehende Scheidewand an die Mutterzellwandung direkt anschließt (Fig. 10, 16). Das embryonale Gewebe eines Vegetationspunktes besteht dementsprechend aus lückenlos untereinander verbundenen Zellen. Sehr bald beginnen aber die älter werdenden Zellen, nachdem sie ihre Wände zuvor verdickt haben, an ihren Kanten aus-

einander zu weichen, und es bilden sich dort Zwischenzellräume, die sogenannten „Interzellularen“ aus (Fig. 29, 30 i, 31 i). Sie verdanken einer Spaltung der Mittellamellen der Wände ihre Entstehung und füllen sich mit Luft. So kommt das Durchlüftungssystem der vielzelligen Pflanzen zustande, welches eine Bewegung von Gasen zwischen den Zellen ermöglicht. Bis in die innersten Teile eines Pflanzenkörpers hineingelangt auf diesem Wege die atmosphärische Luft, die notwendig ist, um die Atmungsvorgänge aller lebenden Zellen zu unterhalten. Ungleich verteiltes Wachstum kann zu einer vollständigen Trennung benachbarter Zellen oder auch Zellkomplexe, infolge solcher Membranspaltungen führen, wodurch größere Kammern und Gänge in dem Gewebe entstehen. Besonders zeichnen sich die im Wasser und im sumpfigen, von zum Teil giftigen Gasen erfüllten Boden

Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze der Gerste (*Hordeum vulgare*). *k* Kalyptrorgen, *d* Dermatogen, *c* dessen verdickte Außenwand, *pr* Periblem, *pl* Plerom, *en* Endodermis, *i* mit Luft sich füllende Interzellularen, *a* Zellreihe, aus welcher das zentrale Gefäß hervorgehen wird, *r* abgestoßene Zellen der Wurzelhaube. Vergr. 180.

wachsenden Gewächse durch starke Ausbildung solcher luftführenden Interzellularen aus, die mit der atmosphärischen Luft kommunizieren. Derartige Gewebe haben den Namen „Aërenchym“ erhalten. Es können aus Membranspaltung hervorgegangene Zwischenzellräume in einzelnen Fällen auch dazu bestimmt sein, Wasser zu führen oder auch Gummi, Schleim, Harz, ätherische Öle oder dergleichen. Die Harzgänge der Nadelhölzer haben, beispielsweise, einen solchen Ursprung. Meist sind aber Zwischenzellräume, die Wasser oder solche Produkte nicht aber Luft führen, von anderer Entstehung, nämlich aus der Zerreißung oder Auflösung bestimmter Zellkomplexe hervorgegangen. So, für

Aërenchym.



gewöhnlich, die Behälter von ätherischem Öl. Man unterscheidet die durch Membranspaltung entstandenen Interzellularen, als „schizogene“, von den durch Zerreißung oder Auflösung von Zellen erzeugten, den „lysigenen“.

Sobald die Verdickung der Zellwände in den pflanzlichen Geweben ein bestimmtes Maß zu überschreiten beginnt, pflegt sie nicht mehr gleichmäßig im ganzen Umfang der Zellen zu erfolgen. Einzelne Stellen bleiben weiterhin von der Verdickung ausgeschlossen und bilden so die „Tüpfel“ (Fig. 31 *t*). Da macht sich eine gegenseitige Beeinflussung benachbarter Zellen dadurch bemerkbar, daß ihre Tüpfel genau aufeinander treffen. So werden selbst bei starker Verdickung der Wände die benachbarten Protoplasten an solchen Stellen nur durch eine verhältnismäßig dünne Wandung, die sogenannte „Schließhaut“ getrennt.

Immerhin würden die ein lebendiges, pflanzliches Zellgewebe aufbauenden Protoplasten voneinander ganz abgesondert sein, wenn nicht lebende Protoplasmafäden, durch die Zellwände hindurch, sie verbanden (Fig. 32). Der Nachweis dieser Fäden bereitet große Schwierigkeiten, woraus sich erklärt, daß die ersten Angaben über sie nicht weiter als auf das Jahr 1879 zurückreichen. Man legt jetzt Schnitte, die man auf diese Plasma-  
brücken oder „Plasmodesmen“ untersuchen will, unmittelbar nach ihrer Herstellung, in 1 prozentige Osmiumsäure, dann in Jodjodkaliumlösung und schließlich in 25 prozentige Schwefelsäure, in der man die Zellwände quellen läßt. Denn diese Quellung ist notwendig, damit man die äußerst dünnen Fädchen innerhalb der Wandung zu erkennen vermöge. Die Schwefelsäure hatte man mit Jod und einem Pyoktanin genannten Farbstoff versetzt, um die Plasmodesmen zu färben und so ihre Sichtbarkeit zu erhöhen. Ist das Verfahren gut eingeschlagen, so zeichnen sich die Plasmodesmen als intensiv blaue Striche in der Zellwand. Man wird sie bei stärkerer Verdickung der Wände auf die Schließhaut der Tüpfel beschränkt finden. Erst durch diese Plasmodesmen wird ein pflanzlicher Körper zu einer lebendigen Einheit erhoben und das Zusammenwirken seiner Teile begreiflich. Die Plasmodesmen verbinden die Hautschichten der Protoplasten untereinander, sind auch, allem Anschein nach, von derselben Natur wie sie. Da wir guten Grund hatten, die Hautschicht für die bevorzugte Reizempfängerin am Zelleib zu erklären, so dürften auch ihre Plasmodesmen

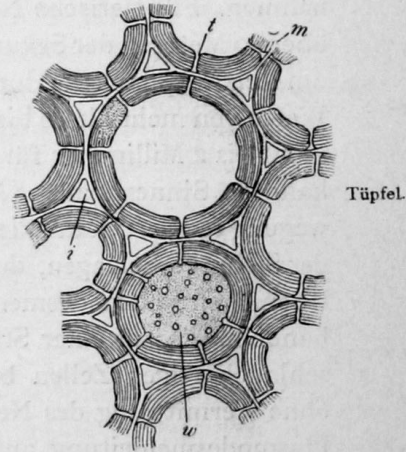


Fig. 31. Stark verdickte Zellen aus dem Marke eines älteren Stammstückes von *Clematis vitalba*. *m* Mittellamelle, *i* Interzellularraum, *t* Tüpfel. In der einen Zelle ist die untere, getüpfelte Wand *w* zu sehen. Vergr. 300.

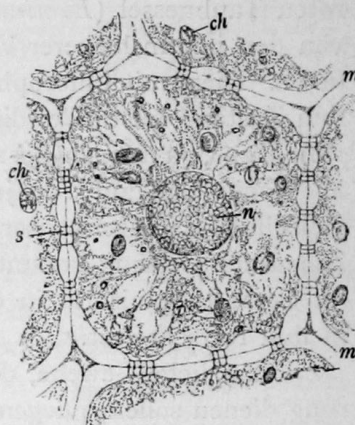


Fig. 32. Eine Zelle aus der Rinde der Mistel (*Viscum album*) nach entsprechender Härtung und Färbung der Protoplasten und Quellung der Wände *m*. Die Schließhäute *s* der Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt, *ch* Chloroplasten, *n* Zellkern. In den Kanten, zwischen den Zellen, Interzellularen. Vergr. 1000.

Reiz-  
Fortpflanzung.

desmen für die Aufgaben der Reizleitung besonders geeignet sein. Daß sie trotzdem in ihren Leistungen den tierischen Nerven bedeutend nachstehen, darf bei dem den Leitungszwecken speziell angepaßten Bau der letzteren nicht wundernehmen. Für tierische Nerven ist eine Schnelligkeit der Reizfortpflanzung von über 30 Meter in der Sekunde nachgewiesen. Sofern es sich hingegen noch sicher um Reizfortpflanzung durch Plasmodesmen bei Pflanzen handelt, hat man kaum Werte von mehr als 10 bis 20 Millimeter in der Sekunde gefunden, vielfach sogar nur 1 bis 2 Millimeter für den Zeitraum von je 5 Minuten. Im Blattstiel der bekannten Sinnespflanze (*Mimosa pudica*), die auf mechanische Reize durch Bewegung reagiert, kann die Geschwindigkeit der Reizleitung bis 100 Millimeter in der Sekunde betragen, doch soll es sich dabei nicht um eine Leitung durch die lebendigen Plasmodesmen, sondern um eine rein mechanische Reizfortpflanzung handeln, die auf einer Störung des hydrostatischen Gleichgewichts in langen, schlauchartigen Zellen beruht. Tierische Reizleitung hat auch dort, wo sie ohne Vermittlung des Nervensystems erfolgt, höhere Werte als die pflanzliche Plasmodesmenleitung aufzuweisen, so nach W. Engelmann in der Herzmuskulatur 6,4 bis 177 Millimeter in der Sekunde.

Maß der Selbst-  
ständigkeit der  
einzelnen  
Gewebezellen.

Jede Zelle stellt einen Elementarorganismus dar. Durch die Plasmodesmen werden diese Zellen im Pflanzenkörper zu der höheren Lebenseinheit vereinigt, in deren Diensten sie stehen. Von der Selbstständigkeit jeder einzelnen Zelle innerhalb ihres Gewebeverbandes, gelingt es in bestimmten Fällen, selbst bei den höchst organisierten Pflanzen, sich experimentell zu überzeugen. So vermochte G. Haberlandt durch vorsichtiges Zerpflücken kleiner Blattstückchen der roten Taubnessel (*Lamium purpureum* L.) in Nährstofflösungen, zahlreiche von den nur in lockerer Verbindung stehenden inneren Gewebezellen zu isolieren. Diese mit Chlorophyllkörnern ausgestatteten Zellen waren auch in diesem Zustand imstande, die Kohlenstoffassimilation zu vollziehen und blieben viele Tage, ja manche bis zu drei Wochen am Leben. Im allgemeinen läßt sich aber sagen, daß, auf einer je niedrigeren Stufe phylogenetischer Entwicklung ein vielzelliger Pflanzenkörper steht, um so mehr in ihm die Individualität seiner Zellen zur Geltung kommt. Die gegenseitige Abhängigkeit der Zellen wächst im Gesamtorganismus in dem Maße, als die Sonderung und Arbeitsteilung in ihm fortschreitet.

Ausbildung der  
Gewebe in Be-  
ziehung zu ihrer  
Aufgabe.

Pflanzliche Gewebe, die der Assimilationsarbeit oder Reservestoffspeicherung dienen sollen, pflegen mehr oder weniger isodiametrische Zellen auch im ausgewachsenen Zustande zu behalten, auch die Wände ihrer Zellen nur schwach zu verdicken. Eine stärkere Verdickung der Wände unterbleibt im allgemeinen auch in Zellen, die für Stoffbeförderung Verwendung finden, doch sind sie in der Richtung der Leitungsbahn gestreckt. Zellen, denen mechanische Funktionen zufallen sollen, werden nicht nur bedeutend gestreckt, sondern auch an den Enden zugespitzt, ihre Wände gleichzeitig stark verdickt. Die Tüpfel in solchen Wänden sind sehr eng, meist spaltenförmig. Ist solches der Fall, so pflegen die Spalten schräg zur Längsachse der Zelle gestellt zu sein, mit übereinstimmendem Neigungswinkel und sie kreuzen sich in den Wänden der angrenzenden Zellen.

Ihre Neigung ist stärker oder schwächer, so daß sie mehr oder weniger steile Schrägzeilen bilden, unter Umständen fast longitudinal, oder auch nahezu quer verlaufen. Wie die Streifung innerhalb der Zellwände, gewährt auch die Orientierung ihrer spaltenförmigen Tüpfel Einblick in innere Strukturen, deren Wirkungen sich bei der Quellung geltend machen. Bei steilem Tüpfelaufstieg ist die Quellungsintensität bedeutender in der Querrichtung der Zellen; sind die Tüpfel annähernd quer gestreckt, so ist die Quellungsintensität in der Längsrichtung größer. Diese stark verdickten, für mechanische Aufgaben bestimmten Zellen verbrauchen ihren Protoplasten während ihrer Ausbildung, so daß sie im fertigen Zustande Luft, bisweilen auch abgestorbene Inhaltsreste führen. Sie werden als Sklerenchymfasern zusammengefaßt. Zu ihnen gehören die Holzfasern, die bei manchen Pflanzenarten über einen Millimeter Länge erreichen, und die Bastfasern, die, durchschnittlich noch länger, zwischen 1 und 2 Millimeter schwanken. Der feste Verband solcher Faserzellen im Gewebe wird dadurch erreicht, daß sie an ihren Enden weiterwachsen, sich dort zuspitzen und zwischeneinander einkleiden. — Auch solche Zellen, die der Wasserleitung in den Pflanzen dienen sollen, werden bedeutend in ihrer Längsentwicklung gefördert und büßen ihren lebendigen Zelleib ein, sobald ihre Ausgestaltung vollendet ist. Denn die

Wasserleitung auf Entfernung wird im Pflanzenkörper nur durch protoplasmafreie Zellräume besorgt. An den Wänden solcher Zellen kommt eine besondere Art von Tüpfeln, die als „Hoftüpfel“ bezeichnet werden, zur Ausbildung (Fig. 33). Sie heißen so, weil sie an ihrem Grunde stark erweitert sind und von benachbarten Zellen aus aufeinandertreffend, zwischen diesen innerhalb der Wand, einen bikonvex-linsenförmigen Raum herstellen, der von einer „Schließhaut“ halbiert wird (Fig. 33 B, C). Die Schließhaut solcher Tüpfel hat eine mittlere, scheibenförmige Verdickung (*t*), den „Torus“, aufzuweisen. Im Umkreis des Torus ist sie sehr dehnbar, so daß sie in Richtung des einen oder des anderen Zellraums sich vorwölben kann. Ihr Torus gelangt damit an die entsprechende Mündungsstelle des Tüpfels (B) und verschließt sie. Man darf annehmen, daß es sich in den Hoftüpfeln um eine Art Klappenventile handelt, die in der einen oder anderen Richtung, je nach den Druckverhältnissen, die in den angrenzenden Wasserbahnen herrschen, angesogen werden, um die eine Bahn gegen die andere abzuschließen. Wo ein wasserleitender Zellraum an eine lebendige Zelle grenzt, sind die Tüpfel nur an der Wasserbahnseite mit einem Hof versehen, hingegen nicht innerhalb der lebenden Zelle. Der Tüpfel ist dann „halbbehöft“, auch seine Schließhaut ohne Torus. Ein solcher

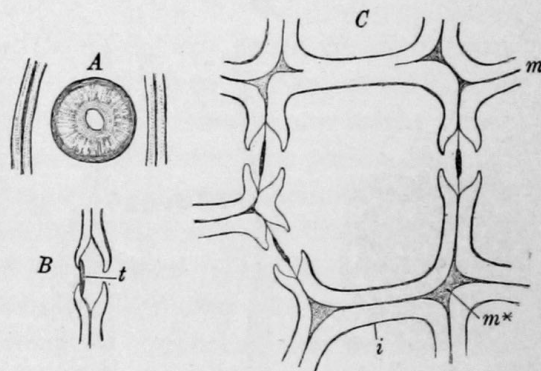


Fig. 33. Aus dem Holze der Kiefer (*Pinus silvestris*). A Radialer Längsschnitt mit Hoftüpfel in Flächenansicht. B Tangentialer Längsschnitt mit Hoftüpfel im Querschnitt, *t* der Torus. C Querschnitt durch eine Tracheide, *m* Mittellamelle, *m\** ein Zwickel in dieser, *i* das Grenzhäutchen. Vergr. 540.

Hoftüpfel



Halbbehöfte  
Tüpfel.

Verdickungsart  
der  
Wasserbahnen.

halbbehöfter Tüpfel hat dann auch nicht als Klappenventil zu fungieren, er vermittelt vielmehr den Eintritt von Wasser aus der Wasserbahn in die lebendige Zelle und, nach Bedarf, den Übergang von gelösten Nährstoffen aus der lebendigen Zelle in die Wasserbahn, welche diese lebendige Zelle dort hineinpreßt, damit sie mit dem Wasserstrom rasch nach den Verbrauchsorten gelangen. Um die Wasserbahnen für ihre Aufgabe entsprechend auszurüsten, verdickt der Protoplast die Wandung der Zellen, aus denen sie hervorgehen, ring-, schrauben- oder netzförmig. Die ring- und schraubenförmigen Verdickungen werden in Wasserbahnen angebracht, die eine weitere Streckung erfahren sollen, also in Pflanzenteilen sich befinden, die noch im Wachstum begriffen sind. Durch die Einfügung solcher Verdickungsleisten in Zellen, die alsbald

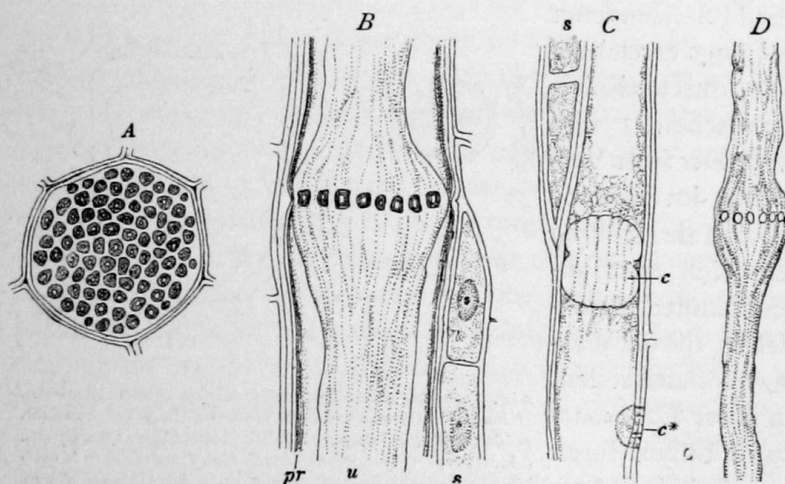


Fig. 34. Teile von Siebröhren des Kürbis (*Cucurbita Pepo*) in Alkohol gehärtet. *A* eine Siebplatte von oben gesehen. *B* und *C* je zwei aufeinanderfolgende Siebröhrenglieder im Längsschnitt. *D* die Inhaltmassen von zwei Siebröhrengliedern nach Schwefelsäurebehandlung. *s* Geleitzellen, *u* Schleimstrang, *pr* zytoplasmatischer Wandbelag, *c* Kallusplatte, *c\** kleines, seitenständiges Siebfeld mit Kallusplatte. Vergr. 540.

ihren lebendigen Zelleib einbüßen sollen, wird für die Aussteifung der Wände auch nach Schwund des Turgors gesorgt und verhindert, daß die toten Zellräume von den angrenzenden lebenden Zellen, oder durch die Saugwirkung des Transpirationsstromes in ihrem Innern, zusammengedrückt werden.

den. In Pflanzenteilen, deren Längenwachstum im Erlöschen ist, gesellen sich netzförmige Verdickungen der Wasserbahnen zu den früheren. Ist das Längenwachstum ganz vollendet, so stellen sich Hoftüpfel ein. Sollen den Wasserbahnen noch besondere mechanische Aufgaben zufallen, so werden die Zellen, aus denen sie hervorgehen, entsprechend verdickt und an den Enden stärker zugespitzt. Sie erhalten damit die Gestalt von Holzfasern, ohne zunächst aber ihr für Wasserleitung erforderliches weites Lumen einzubüßen. Dieses nimmt aber in dem Maße ab, als die Anforderungen an die Wasserleitung sinken und die mechanische Inanspruchnahme wächst. — Der Wasserleitung dienende Zellräume, die nur einer Zelle ihren Ursprung verdanken, werden als „Tracheiden“ bezeichnet. Sie unterscheiden sich durch ihren einzelligen Ursprung von den „Tracheen“ oder „Gefäßen“, die aus Zellverschmelzungen hervorgehen. Wo solche Gefäße entstehen sollen, sieht man kurze, verhältnismäßig breite Zellen, geradlinig angeordnet, in Reihen aufeinanderfolgen. In allen Zellen der Reihe werden die Seitenwände entsprechend verdickt, während die Querwände frühzeitig zu quellen beginnen. Ist die Verdickung der Seitenwände vollendet, so werden

Tracheiden und  
Tracheen.

die Querwände aufgelöst bis auf einen schmalen Rand, der in Form einer Ringleiste erhalten bleibt. Geneigte Scheidewände in solchen Zellreihen pflegen nicht mit einer einzigen, runden Öffnung, sondern mit einer Anzahl ovaler Öffnungen versehen zu werden, zwischen denen die stehengebliebenen Membranstreifen wie die Sprossen einer Leiter aussehen. Die Protoplasten der einzelnen Gefäßglieder werden gleichzeitig immer substanzärmer und schwinden schließlich vollständig. Zu einer Verschmelzung der Protoplasten nach Auflösung der Querwände kommt es nur bei den wenigsten Pflanzen. — In bestimmten Abständen unterbleibt bei jeder Gefäßbildung die Durchbrechung einer Scheidewand. Dadurch ist bedingt, daß die Gefäßlänge nicht eine unbegrenzte wird. Sie beträgt bei unseren Holzgewächsen im Durchschnitt etwa 10 cm, kann aber unter Umständen auch mehrere Meter erreichen. Das ist im besondern bei gewissen Lianen der Fall, jenen Schlinggewächsen tropischer Urwälder, deren dünne Stämme von Baum zu Baum sich spannen. Schon bei unseren Eichen, deren Gefäße auch sehr lang werden können, erreicht ihr Querdurchmesser eine solche Weite, daß man sie mit dem bloßen Auge erkennen kann. Daher das poröse Aussehen des Eichenholzes, das wir verwenden. Auch eine unserer einheimischen Lianen, der Weinstock, zeigt uns seine Gefäße deutlich. Noch mehr ist dies aber bei den tropischen Lianen der Fall, wo der Gefäßdurchmesser bis zu 0,6 mm aufsteigen kann. Solche Gefäße können den Reisenden mit Wasser versorgen. Der Lianenstamm muß aber zu diesem Zweck zweimal durchschnitten werden. Das erste Durchschneiden liefert kein Wasser. Erst in dem Augenblick, wo der Stamm nochmals an höherer Stelle durchschnitten wird, entquillt dem unteren Querschnitt das Wasser. Das hängt mit der Wirkung des Luftdrucks zusammen, der zunächst den Ausfluß des Wassers verhindert. Er läßt ihn nur aus Gefäßen zu, die an beiden Enden geöffnet wurden, was erst nach dem zweiten Schnitt sich einstellt. — Zwischen Zellen, die ihren lebenden Inhalt bald einbüßen sollen, wie die oben genannten Sklerenchymfasern und Wasserbahnen, werden Zwischenzellräume meist gar nicht angelegt. Sie sind in solchen Geweben überflüssig und würden deren Festigkeit nur herabsetzen.

Zu Verschmelzungen lebender Zellen ist die Pflanzenwelt, der Hauptsache nach, nur bei der Bildung der sogenannten „Siebröhren“ geschritten. Sie hat diese Siebröhren zugleich mit einer besonderen Art von Tüpfeln an ihren Querwänden, bzw. auch an ihren Seitenwänden, versehen, die einzeln als „Siebtüpfel“, in größere Zahl vereinigt als „Siebplatten“ bezeichnet werden. Die Siebröhren entstehen, wie die Gefäße, aus Reihen aufeinanderfolgender Zellen. Die Querwände zwischen diesen Zellen weisen dicht aneinandergedrängte Tüpfel auf, deren Schließhäute von Plasmodesmen durchsetzt sind. Dabei bleibt es aber nicht, es werden vielmehr im weiteren Verlauf der Entwicklung die Plasmodesmen von Schleimfäden durchbohrt. Farne und Nadelhölzer begnügen sich mit dieser ersten Durchbohrung. Bei den angiospermen Phanerogamen verschmelzen hingegen weiterhin alle Schleimfäden eines Tüpfels zu einem einzigen Schleimstrang (Fig. 34 A u. B). Nach vollzogener Durchbrechung ihrer Schließhäute durch Schleimfäden, und mehr noch durch Schleimstränge, erhalten die Siebtüpfel bzw.

Gefäßlänge.

Verschmelzung  
lebender Zellen.

Siebplatten das Aussehen von Sieben (Fig. 34 A), was auch ihren Namen veranlaßte. Fast einzig in seiner Art ist der Umstand, daß die aufeinanderfolgenden Glieder einer Siebröhre ihre Zellkerne einbüßen, ohne deshalb abzusterben. Ihr Zytoplast verbleibt vielmehr am Leben und erfüllt weiter seine Funktion, die für gewöhnlich freilich mit einer Vegetationsperiode abgeschlossen ist, sich in bestimmten Fällen aber doch über die nächste noch erstrecken kann. Die Hauptaufgabe der Siebröhren ist wohl sicher die, Eiweißlösungen auf weitere Entfernungen zu leiten, was durch die offenen Poren der Querwände geschieht. Die Wände der Siebröhren sind unverholzt und werden durch den Inhalt gespannt, auf den sie einen dementsprechenden Druck ausüben. Wird einer Siebröhre irgendwo durch angrenzende Zellen Inhalt entzogen, so sorgt der elastische Druck der Wände für Nachschub. So kommt es auch, daß aus geöffneten Siebröhren der Inhalt hervorquillt. Das fällt besonders auf, wenn man einen Kürbisstengel quer durchschneidet; er überzieht sich mit reichlichem Eiweißschleim. Denn die Kürbisgewächse (*Cucurbitaceen*) zeichnen sich durch besonders weite Siebröhren aus. Diese Eigenschaft teilen sie mit vielen andern Schling- und Kletterpflanzen, bei denen die Weite der Siebröhren im Extrem bis zu 0,02 mm steigen kann. Also nicht nur die weitesten Wasserbahnen, sondern auch die weitesten Eiweißbahnen kommen diesen Gewächsen zu. In Siebröhren, die außer Tätigkeit treten, werden die Siebtüpfel und Siebplatten durch stark lichtbrechende „Kallusplatten“ abgeschlossen (Fig. 34 C, c). Die chemische Natur der „Kallose“, die sich mit Korallinsoda und Anilinblau glänzend färbt, ist nicht klargelegt. In den Präparaten treten die Kallusplatten nach Behandlung mit den genannten Farbstoffen leuchtend rot oder blau hervor. In Siebröhren, die in einer nächstfolgenden Vegetationsperiode nochmals funktionieren sollen, schwinden die Kallusbelege wieder. Die Siebröhren, die nicht mehr dienen sollen, büßen allen Inhalt, mit Ausnahme der Kallusmassen, ein und werden von den benachbarten Geweben gleichzeitig zerquetscht.

Milchröhren.

Eine ganz auffällige Länge erreichen in gewissen Familien höher organisierter Gewächse die mit Milchsaft erfüllten Zellen. Bei den Wolfsmilchgewächsen (*Euphorbiaceen*), und ähnlich verhält es sich auch bei anderen „Milchröhren“ führenden Pflanzenfamilien, werden diejenigen Zellen, aus welchen Milchröhren hervorgehen sollen, schon in der Keimpflanze hierzu bestimmt. Sie nehmen mit der Pflanze an Größe zu, ohne sich zu teilen; wohl aber vermehren sie ihre Kerne durch fortgesetzte Karyokinese. Sie bilden seitliche Auswüchse und verzweigen sich auf diese Weise. Ihre Zweige dringen in die seitlichen Glieder der Pflanze ein. Mit der Höhenzunahme des Pflanzenkörpers werden auch sie länger und lassen sich schließlich in den baumartigen *Euphorbiaceen* über meterlange Strecken verfolgen. An Stellen, wo die Pflanze einzelne Glieder abwirft, werden die Milchröhren durch Pfropfen aus geronnener Substanz verstopft. Die dünnen, elastischen Wände der Milchröhren sind gespannt und drücken auf den Milchsaft, der so nach den Orten, wo er verbraucht wird oder ausfließt, gepreßt werden kann. Wären die Milchröhren durch Querwände geteilt, so könnte das nicht geschehen. Andere milchende Pflanzen-



familien, so die Mohngewächse, zu denen auch das durch seinen rötlichgelben Milchsaft ausgezeichnete Schöllkraut (*Chelidonium majus*) gehört, sind zu ausgedehnten Milchsaftbahnen auf dem Wege von Zellverschmelzungen gelangt. Sie bieten ein weiteres Beispiel für die bei Pflanzen so seltene, weil durch das Vorhandensein von Zellwänden erschwerte Verschmelzung von lebenden Protoplasten zu einer höheren Einheit. Die „Milchgefäße“, denn so muß man sie nennen, da sie Zellverschmelzungen darstellen, gehen wo vorhanden aus Zellreihen hervor, deren Querwände mehr oder weniger vollständig aufgelöst werden. Diesen Zellreihen entspringen auch seitliche Zweige, die dort, wo sie aufeinander treffen, durch entsprechenden Schwund der Wände verschmelzen. So kommt das maschige, einheitliche Milchgefäßsystem bei den betreffenden Pflanzen zustande. Sowohl in Milchröhren, als auch in Milchgefäßen stellt der Zellsaft eine Emulsion vor, in welcher nicht nur Endprodukte des Stoffwechsels als Exkrete, sondern auch Assimilationsprodukte vertreten sind. Zu den Assimilaten gehören vor allem Eiweißkörper und Zucker, bei den Wolfsmilcharten auch geformte Stärke. Letztere zeigt dort vielfach schenkelknochenförmige Gestalten. In dem Milchsaft des Feigenbaumes ist auch ein eiweißlösendes Enzym vorhanden und in dem Milchsaft des Papiermaulbeerbaums (*Broussonetia papyrifera* L.) wurden neuerdings nicht weniger als drei Enzyme nachgewiesen, ein das Fett verseifendes, ein die Stärke lösendes und ein die Eiweißkörper peptonisierendes, also auffälligerweise ganz wie im Bauchspeichel, dem Pankreassaft der Tiere. Erwähnt wurden schon früher die verschiedenen in Milchsaften gelösten Alkaloide, die in ihnen suspendierten Kautschuk-, Guttapercha-, Harz- und Gummikörnchen, Fett- und Gerbstofftröpfchen. Der Gehalt der Milchsaftbahnen an Assimilaten und Enzymen regt die Vorstellung an, sie müßten auch als Leitungsbahnen für diese Stoffe dienen. Hierfür scheinen die Fälle zu sprechen, in welchen eine starke Förderung der Milchröhren die schwache Ausbildung anderer Leitungsbahnen auszugleichen scheint. Geeinigt hat man sich über diese Frage bisher aber nicht.

Vegetativen Verschmelzungen unter lebenden Protoplasten begegnet man im Pflanzenreich wohl am häufigsten bei den Pilzen. Denn die Hyphen der letzteren neigen dazu, bei gegenseitiger Begegnung durch Auflösung der Wände in offene Verbindung zu treten.

Das von uns bisher als embryonal bezeichnete Gewebe der Vegetationspunkte führt auch den Namen „Meristem“. Da aber das Meristem nicht allein auf die Vegetationspunkte beschränkt ist, hat man es dort noch besonders als „Urmeristem“ unterschieden. Fertige Gewebe stellt man den Meristemen als „Dauergewebe“ gegenüber. Zwischen den Dauergeweben fortbestehende Meristeme, die sich somit direkt von dem Urmeristem ableiten lassen, sind, ihrem Ursprung gemäß, als „primäre Meristeme“ zu bezeichnen. Außer ihnen gibt es aber auch „Folgermeristeme“. Letztere verdanken ihre Entstehung der Fähigkeit, die lebende, pflanzliche Dauergewebe, die nicht durch spezielle Aufgaben zu stark verändert wurden, besitzen, je nach Bedarf in den embryonalen Zustand

Parenchyme und  
Prosenchyme.

zurückzukehren. Auf diese Begriffsbestimmungen mußte hier eingegangen werden, da wir ihrer für später bedürfen. Die verschieden ausgestatteten Gewebe, die wir zuvor schon in ihrem fertigen Zustand kennen gelernt haben, werden in zwei Gruppen, die „Parenchyme“ und die „Prosenchyme“ geschieden. Die Parenchyme bestehen der Hauptsache nach aus nicht stark verdickten, nach allen Richtungen gleichmäßig ausgedehnten oder nur mäßig gestreckten Zellen, die ihren lebendigen Inhalt behalten, luftgefüllte Interzellularen zwischen sich führen, der Assimilationsarbeit, Stoffspeicherung oder Stoffbeförderung dienen, an ihren Enden nicht merklich zugespitzt und im allgemeinen unverholzt sind. Die Prosenchyme weisen gestreckte Zellen auf, mit zugespitzten Enden und stark verdickten, meist verholzten Wänden; sie pflegen ihren lebendigen Inhalt einzubüßen, der Interzellularen meist vollständig zu entbehren, und der Wasserleitung oder mechanischen Zwecken oder beiden Aufgaben zugleich zu dienen. Übrigens gibt es keine scharfe Grenze zwischen diesen Gewebegruppen. Denn auch ein Gewebe aus Zellen, die gleiche Ausdehnung in jeder Richtung zeigen, kann Aufgaben zugewiesen erhalten, die eine starke Verdickung und Verholzung der Zellwände verlangen, welche von einem Rückgang oder Schwund der Protoplasten begleitet wird. So zeigt sich beispielsweise die Steinschale in der Pflaume aus annähernd isodiametrischen Zellen aufgebaut, deren Wände fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt und verholzt sind. Enge, sich nach außen zu verzweigende Tüpfelkanäle durchsetzen diese Wände und treffen, von benachbarten Zellen kommend, aufeinander. Der Zellinhalt ist bis auf Reste geschwunden. Die Aneinanderfügung dieser Zellen in der Steinschale ist zudem so, daß sie dadurch Gewölbekonstruktion erhält und äußerst druckfest wird. — Die parenchymatische Natur ähnlich stark verdickter und auch entsprechend getüpfelter Zellen wird noch auffälliger in den

Steinzellen.

„Steinen“, die viele Birnen innerhalb ihres saftigen Fruchtfleisches führen. Auf entsprechend geführten Schnitten durch solche Birnen bemerkt man in ihrem dünnwandigen, weitleumigen, saftigen Gewebe Gruppen dieser stark verdickten, weit kleineren Zellen. Diese sind es, die man beim Essen solcher Birnen als Steinchen empfindet. Sie mögen zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit des die Samen umgebenden Gewebes beitragen. Ein Gewebe, das annähernd die Mitte zwischen Parenchyms und Prosenchyms hält, ist das

Kollenchym.

Kollenchym. Je nachdem seine Zellen kürzer oder länger sind, nähert sich ihre Gestalt mehr jener des Parenchyms oder des Prosenchyms. Sie können im letzten Fall bis 2 mm lang werden. Sie behalten aber stets ihren lebendigen Inhalt und verdicken ihre Wände in ganz eigenartiger Weise. Sie verstärken sie nämlich nicht gleichmäßig im ganzen Umkreis, vielmehr nur ganz vorwiegend an den Zellkanten. So erhalten sie längsverlaufende Verdickungsleisten, die durch schwächer verdickte Wandstreifen getrennt sind. Dadurch wird der Verband der Verdickungsleisten weniger starr und die Zufuhr von Nährstoffen durch die dünneren Wandteile zum Protoplasten erleichtert. An Querschnitten fallen die Verdickungsleisten durch hellen Glanz auf, der von ihrem starken Lichtbrechungsvermögen herrührt. Die ganzen Wände sind unverholzt.

Wegen seiner Leistungen im Pflanzenkörper darf dieses Gewebe ein ganz besonderes Interesse für sich in Anspruch nehmen. Es stellt eine Art pflanzlichen Knorpels, d. h. eines Skelettgewebes dar, das auf Wachstum eingerichtet ist. Seine absolute Festigkeit erreicht hohe Werte, sie steht jener der Bastfaserstränge nur wenig nach. Seine Elastizitätsgrenze liegt aber viel tiefer, so daß jede stärkere Dehnung zu einer bleibenden Verlängerung führt. So ist es möglich, daß dieses Gewebe als mechanische Stütze einem Pflanzenteil dienen kann, ohne sein Längenwachstum zu hindern.

Alles Dauergewebe, dessen Ursprung sich direkt von dem Urmeristem des Vegetationspunktes ableiten läßt, wird „primäres Gewebe“ genannt. Diese Bezeichnung dehnt man auch auf solche Gewebe aus, die vor beendetem Längenwachstum eines Pflanzenteils aus den primären Meristemen, d. h. aus jenen ursprünglichen Geweben hervorgehen, die ihren meristematischen Charakter zwischen den Dauergeweben behielten. Alles Dauergewebe, das die primären Meristeme erst nach vollendetem Längenwachstum eines gegebenen Pflanzenteils erzeugen, sowie solches, das von nachträglich auftretenden Meristemen, die wir als Folgemeristeme unterschieden haben, gebildet wird, heißt „sekundäres Gewebe“.

Unterscheidung  
von primärem  
und sekundärem  
Gewebe.

Die Gewebesonderungen nehmen im Pflanzenreiche naturgemäß in dem Maße zu, als seine phylogenetische Entwicklung fortschreitet. Ihren Höhepunkt erreichte sie erst bei den Landpflanzen, und zwar innerhalb jener Entwicklungsreihe, die von den farnähnlichen Gewächsen aufwärts zu den Phanerogamen führte. Es war die diploide Generation bei diesen Pflanzen, der allmählich alle somatischen Funktionen zufielen. Das kommt zum Ausdruck in der Vollkommenheit der äußeren Gliederung und des inneren Baues, zu der diese Generation gelangte. Wir wollen den inneren Bau der Gewächse hier zunächst in dieser seiner höchsten Vollendung betrachten und daraufhin erst unsere Blicke auch den Wegen zuwenden, die das Pflanzenreich zurücklegte, um von den einfachen Gewebebildungen aus solche Höhen der Entwicklung zu erreichen.

Fortschreitende  
Gewebe-  
sonderung im  
Pflanzenreiche.

Auf höheren Stufen der Sonderung lassen sich die Gewebe der Pflanzen zu drei Gewebesystemen gruppieren: dem Hautgewebe, den Gefäßbündeln und dem Grundgewebe.

Gewebesysteme.

Dicht unter dem Vegetationspunkt einer höher organisierten Pflanze beginnt bereits die Sonderung in ungleichartige Gewebe, deren Zellen aber noch protoplasmareich sind, dünne Wände besitzen und sich lebhaft durch Teilung vermehren. Erst in größerer Entfernung vom Scheitel treten die besonderen Merkmale der verschiedenen Gewebe und Gewebesysteme hervor und kennzeichnen sich immer schärfer bis zum Augenblicke ihrer Fertigstellung. — Die erste Sonderung, die sich unter dem Vegetationspunkt geltend macht, ist die des Hautgewebes vom Binnengewebe. Dann wird ein Unterschied der Gefäßbündelanlagen und des Grundgewebes kenntlich. Zellenzüge, aus denen die Gefäßbündel hervorgehen sollen, strecken ihre Elemente und bilden „Prokambiumstränge“. Diese behalten am längsten ihren meristematischen Zustand,

Gewebe-  
sonderung unter  
dem Vegetations-  
punkt.



und sofern aus ihnen sogenannte „offene Gefäßbündel“ hervorgehen sollen, verharret ein Gewebestreifen in ihnen überhaupt in diesem Zustand.

Diese Fertigstellung der Gewebe schreitet an den Sprossen und auch Wurzeln der höher organisierten Gewächse im allgemeinen vom Scheitel gegen die Basis fort. Doch gibt es auch Sprosse, besonders bei Monokotylen, die Zonen „interkalares Wachstum.“ „interkalaren“ Wachstums behalten, bei welchen bestimmte, vornehmlich basale Abschnitte der Stengelglieder meristematisch bleiben, um Orte der Weiterentwicklung zu bilden. G. Haberlandt möchte den Vorteil solcher Einrichtungen darin erblicken, daß die Pflanze ohne die Fertigstellung aller ihrer Gewebe abzuwarten, das verfügbare Baumaterial verwenden kann, um frühzeitig ihre Blütenregion auszugestalten. Ein besonderer Nutzeffekt erwächst den Gräsern, so in auffälliger Weise unseren Getreidearten, aus den interkalaren Wachstumszonen an der Basis ihrer Stengelglieder. Auch der Laie wird gelegentlich die Erfahrung gemacht haben, daß diese Stengelglieder dort ganz weich bleiben, daß man sie infolgedessen bei Zug von oben leicht an diesen Stellen durchreißen und aus den Blattscheiden, in denen sie stecken, befreien kann. Gelagertes Getreide verwertet nun diese interkalaren Wachstumszonen, um sich gegebenenfalls emporzurichten. In einem Getreidehalm, der durch Wind oder Regen zu Boden gedrückt wurde, regt die Schwerkraft an der abwärts gerichteten Seite der interkalaren, meristematischen Zonen ein Wachstum an, das zu knieförmigen Krümmungen des Halmes führt und seine Emporrichtung veranlaßt.

**Blattwachstum.** Unter den Laubblättern zeichnen sich jene der Farne dadurch aus, daß sie an ihrer Spitze fortwachsen. Diese Spitzen sind schneckenförmig nach innen eingerollt und so durch ältere Blatteile geschützt. Manche tropische Farne weisen Blätter auf, die in solcher Weise fast unbegrenzt fortwachsen können, und ihre Spitze in dem Maße, als ihre Entwicklung fortschreitet, entrollen. Bei den Phanerogamen pflegt die Spitze der Blattanlagen rasch fertiggestellt zu werden, und die Weiterentwicklung an der Blattbasis, in manchen Fällen in mittlerer Blattlänge sich zu vollziehen, also durch interkalare Wachstumszonen. Karl Göbel erblickt in dieser raschen Fertigstellung der Blattspitzen eine vorteilhafte Einrichtung zum Schutze der jüngsten Knospenteile. Besonders auffällig ist das Voraneilen der Blattspitzen in ihrer Ausbildung bei vielen tropischen Gewächsen, besonders Kletterpflanzen, an denen sie, nach den Beobachtungen von M. Raciborski, sofort in die Arbeit der Kohlenstoffaneignung eintreten. Sehr deutlich ist eine interkalare Wachstumszone am Grunde der schwertförmigen Blätter unserer einheimischen, sowie auch der in unseren Gärten kultivierten *Iris*arten, deren Blätter im Frühjahr an ihrem Grunde sich verlängernd, gewissermaßen aus dem Boden hinausgeschoben werden. Auch hier überzeugt man sich leicht, indem man die Blätter an ihrem oberen Ende erfaßt und an diesem zieht, wie wenig Widerstand die Blattbasis der Durchreißung entgegensetzt.

Die äußerste Mantelschicht der embryonalen Zellen des Vegetationskegels am Sproßscheitel hoch organisierter Pflanzen ist es, welche die „Oberhaut“ oder

„Epidermis“ liefert, die als primäres Hautgewebe die fertigen Pflanzenteile be-  
deckt. Diese Mantelschicht hat daher den Namen „Dermatogen“ oder „Proto-  
derm“ erhalten (Fig. 29 d). Am Vegetationskegel der Wurzeln derselben Pflanzen,  
die diese Sonderung am Sproßscheidung aufweisen, wird eine äußerste Zellschicht  
als „Dermatogen“, vielfach erst in einiger Entfernung vom Scheitel, von der  
nächstinneren Zelllage abgegrenzt (Fig. 30 d). Hautgewebe.

Der Oberhaut fällt vor allem die Aufgabe zu, die inneren Teile der Pflanze  
zu schützen. Je nach der Umgebung, in der die Pflanze lebt, werden aber ver-  
schiedene Ansprüche an diese ihre äußerste Zellschicht gestellt. An den ober-  
irdischen Teilen der Landpflanzen soll die Oberhaut die Gefahr beseitigen, wel-  
che zu starker Wasserverlust durch Verdunstung mit sich brächte; sie hat den  
physikalischen und chemischen Angriffen der Atmosphärenteilchen zu trotzen, so-  
wie den Angriffen der niederen und nach Möglichkeit auch der höheren Orga-  
nismen zu widerstehen. Einförmiger wird ihre  
Aufgabe an den unterirdischen Teilen der Land-  
pflanzen, leichter an Wasserpflanzen, wo der  
Schutz gegen Verdunstung wegfällt, andererseits  
freilich die Notwendigkeit sich einstellt, die  
inneren Luftbehälter des Pflanzenkörpers dicht  
gegen das umgebende Medium abzuschließen. Oberhaut.

Die Epidermis ist in der Ausgestaltung, die sie  
an der diploiden Generation der Pflanzen von den  
filikoiden, d. h. farnartigen Gewächsen aufwärts  
gewann, fast immer einschichtig. Ihre Zellen sind  
meist senkrecht zur Oberfläche abgeflacht und lückenlos untereinander verbun-  
den. Eine häufige Erscheinung an ihnen ist ihre seitliche „Verzahnung“ (Fig. 35).  
Sie gibt sich in dem welligen oder zackigen Umriß der Zellen entsprechender Ober-  
häute zu erkennen, die man bei hinreichend starker Vergrößerung von ihrer Außen-  
seite betrachtet. Das erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß diese Gewebe-  
schicht oft genug auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen wird. Es geschieht  
das unter dem Einfluß von Turgorspannungen, die sich in den inneren Geweben  
einstellen und die Epidermis dehnen möchten, so auch bei jeder Biegung, die ein  
Pflanzenteil durch den Wind erfährt. An oberirdischen Pflanzenteilen, soweit sie  
auf längere Lebensdauer eingerichtet sind, also an Stengelteilen, Laubblättern,  
hingegen nicht an Blumenblättern, weisen die Außenwände der Oberhautzellen  
eine stärkere Verdickung auf. Die Verdickung wird besonders bei solchen  
Pflanzen gefördert, die ihre Transpiration möglichst einschränken müssen. Das  
sind nicht nur Pflanzen trockener Klimate, sondern auch die, welche im Hoch-  
gebirge wachsen, wo die Luft verdünnt und die Besonnung sehr stark ist, ja,  
unter Umständen selbst Pflanzen feuchter Standorte, so des Meeresstrandes, die  
der starke Salzgehalt des Bodens nötigt, ihre Verdunstung einzuschränken, da-  
mit nicht zu viel Salz mit dem Bodenwasser in ihren Körper gelange. Doch steht  
eine solche Verdickung der Oberhautaußenwände nicht immer nur in Beziehung  
zu der Verdunstung, sie wird vielmehr auch in Hinsicht auf mechanische Inan-

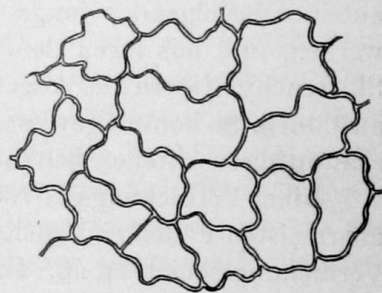


Fig. 35. Flächenansicht der Epidermis auf  
der Blattoberseite von *Mercurialis perennis*.  
Vergr. 300.

Verdickung  
der Oberhaut

spruchnahme erzeugt. Das gilt für die lederartigen Laubblätter vieler Tropengewächse, bei denen es auf Herabsetzung der Transpirationsgröße gar nicht ankommen kann. Wohl aber sollen sie dem heftigen Anprall der fast täglich sich einstellenden Regengüsse widerstehen. Naturgemäß werden stets an die mechanische Leistungsfähigkeit derjenigen Oberhautzellen, welche den Rand von Blättern einnehmen, die höchsten Ansprüche gestellt. Um die Gefahr des Einreißen der Blattspreite zu vermindern, müssen diese Oberhautzellen ganz besonders starke Wände erhalten. An manchen Blättern werden bestimmten Zellenzügen der Epidermis ausschließlich mechanische Funktionen zugewiesen, und dadurch die Biegefestigkeit des ganzen Organs erhöht. Solche Zellen sind langgestreckt, stark verdickt, von ausgeprägt prosenchymatischem Charakter. Lehrreich ist es, wenn, wie in den Blättern verschiedener Seggen (*Cyperaceen*) namentlich Zypergras- (*Cyperus*-)Arten, in der Längsachse des Blattes aufeinanderfolgende, junge Epidermiszellen in mehrere Stockwerke zerlegt werden, und aus ihren dem Blattinnern zugekehrten Teilen ein Bündel von Sklerenchymfasern hervorgeht, während die äußeren als Oberhautzellen sich ausbilden. So kommt gewissermaßen ein Ausgleich der Bedürfnisse zustande, die sich an diesen Stellen geltend machen.

Einer Verdickung der Außenwände der Oberhautzellen schließt sich in den allermeisten Fällen eine mehr oder weniger starke Kutinisierung ihrer äußeren Verdickungsschichten an. Die dem Zellinnern zugekehrten bleiben von diesem Vorgang ausgeschlossen. Durch die Kutinisierung wird die Undurchlässigkeit der Epidermisaußenwände für Wasser noch gesteigert. Auch ihre mechanische Leistungsfähigkeit wird dadurch noch erhöht. Mag die Epidermis im übrigen nur schwach oder stark verdickt, zum Teil kutinisiert oder gar nicht kutinisiert sein, stets zeigt sie sich an ihrer Außenseite von einem dünnen, ununterbrochen verlaufenden Häutchen überzogen, das besonders kutinreich ist, selbst konzentrierten Mineralsäuren und auch der Fäulnis längere Zeit widersteht und „Kutikula“ heißt. An sich vermag diese Kutikula, falls sie nicht besonders stark entwickelt ist, dem Wasser nur in beschränktem Maße den Durchgang zu verwehren. Das beweisen die Wasserpflanzen, denen eine Kutikula auch zukommt, welche trotzdem in kürzester Zeit welken und vertrocknen, wenn man sie aus dem Wasser herausnimmt. Die Kutikula ist im allgemeinen wenig imbibitionsfähig und bereitet daher der Transpiration und dem diosmotischen Gasdurchtritt erhebliche Schwierigkeiten. Doch richten sich die Bewohner besonders feuchter Standorte auf beträchtliche kutikulare Transpiration ein. In dem Maße, als sie imbibitionsfähig ist, läßt die Kutikula Kohlensäure und Sauerstoff passieren und zwar die Kohlensäure leichter als den Sauerstoff. — An den Laubblättern tropischer Gewächse pflegt die Kutikula sich durch hohen Glanz auszuzeichnen, was die starken Glanzlichter des Laubes bedingt, die jedem Reisenden auffallen. G. Haberlandt möchte darin ein Schutzmittel gegen zu intensive Insolation erblicken, weil sie die Spiegelung eines Teiles der Sonnenstrahlen an der Blattoberfläche bedingt. Diese wird weiter noch gesteigert durch die geneigten Stellungen, welche viele Tropenblätter zur Lichtquelle annehmen. Häufig



tragen auch „Wachsüberzüge“ der Oberhaut zu der Herabsetzung der Transpirationsgröße bei. Solche Wachsüberzüge sind uns als leicht zu entfernender „Reif“ an Pflaumen und Weinbeeren wohl bekannt. Es handelt sich um eine Ausscheidung dieses Pflanzenwachses durch die Wände der Oberhautzellen nach außen, wo es sich in Gestalt von Körnchen, Stäbchen oder Krusten sammelt. Solche Wachsschichten können in manchen Fällen recht stark werden, so an den Blättern der Wachspalme (*Copernicia cerifera* Mart.), von denen man sie abstreift und als Carnaubawachs für Herstellung von Firnissen und Kerzen benutzt. Wachsüberzüge verhindern die Benetzung mancher Pflanzenteile vollständig. Ein anziehendes Schauspiel bietet es, Wasser den schildförmigen Blättern des indischen Lotos (*Nelumbium speciosum*) aufzuspritzen. Die Tropfen rollen wie Quecksilberkugeln an der schräggehaltenen Blattfläche hinab. Es wird angegeben, daß Wachsüberzüge an den Stengeln mancher Pflanzen in der Blütenregion ein Schutzmittel gegen Ameisen bilden. Die durch Wachs schlüpfrig gemachte Oberfläche soll sie am Aufstieg verhindern. So können sie nicht zum Blütennektar gelangen, der den bei der Bestäubung tätigen Insekten vorbehalten bleiben muß. — Die Widerstandsfähigkeit der Außenwände einer Oberhaut nimmt noch zu und wird dann auch zum ergiebigen Schutzmittel gegen Tierfraß, wenn größere Mengen von Kieselsäure oder von kohlensaurem Kalk in ihre Verdickungsschichten eingelagert sind. Die verkieselte Epidermis der Schachtelhalme (*Equiseten*) bringt es dadurch bis zur Härte des Flußspates, Härte 4 der in der Mineralogie üblichen Mohrschen Härteskala; mit den Fruchtkörnern des Grases (*Coix lacryma Yobi* L.) kann man sogar noch Opal ritzen, sie erreichen die Härte 7 des Quarzes. Daher kommt es, daß diese Körner, die wie schwachviolette Perlen aussehen und Kirschkerngröße erreichen, zu Rosenkränzen benutzt werden. Die Pflanze heißt in Brasilien *Lagrimas da Nossa Senhora*, zu deutsch Marienträne oder Tränengras.

Wachsüberzug.

Mineralische  
Einlagerungen.

Der Protoplast der Epidermiszellen führt nur in bestimmten Fällen Chlorophyllkörner, so bei den Farnkräutern. Im allgemeinen hat die Arbeitsteilung unter den Geweben dahin geführt, daß die Epidermis von der Assimilationsarbeit entbunden wurde. Der Protoplast umschließt einen Saft Raum, der für gewöhnlich farblose Flüssigkeit führt. Doch kann dieser Zellsaft unter Umständen rot sein, wie an jenen blutfarbigen Abarten verschiedener Pflanzen oder jenen roten Frühlingstrieben, mit denen wir uns schon einmal befaßt haben. Dem Saft Raum der Oberhautzellen kommt eine wichtige Bedeutung zu, da es sich herausgestellt hat, daß zu den gewohnten Aufgaben der Epidermis von Landpflanzen auch die Wasserspeicherung gehört. Demgemäß sind die Seitenwände der Oberhautzellen dünn. Sie dürfen nicht starr sein, um das blasebalgähnliche Spiel zu ermöglichen, das der wechselnde Wassergehalt der Zellen verlangt. Bei Wasserzunahme werden sie glatt emporgerichtet, bei sinkendem Wassergehalt legen sie sich in Falten. Je höher die Epidermis ist, um so mehr Wasser vermag sie zu speichern. Querschnitte durch Begonienblätter oder etwa auch durch die Blätter der viel kultivierten Tradeskantien, führen dem Beobachter Epidermen vor, die höher als das übrige Blattgewebe sind. Unter den Wüsten-

Inhalt der Ober-  
hautzellen.Oberhaut als  
Wasserbehälter.

Schleimbildung  
durch die Ober-  
haut.

Hydathoden.

Nektarien.

Schleimapparat.

pflanzen und sonstigen Pflanzen trockener Standorte gibt es solche, die einzelne Oberhautzellen nach außen vorstülpen, um ihren Wasserraum zu vergrößern; manche erzeugen sogar umfangreiche Wasserblasen auf diese Weise und bekommen ein Aussehen, als wären sie mit Eisperlen besetzt; so das öfters bei uns kultivierte Eiskraut (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). — Zwischen den Verdickungsschichten der Oberhautzellen und ihrer Kutikula tritt in bestimmten Fällen eine schleimige und klebrige Substanz auf, welche die Kutikula abhebt und schließlich sprengt. Das geschieht besonders oft an Knospenschuppen, doch in vereinzelt Fällen auch an Stengeln, so am Stengel der Pechnelke (*Viscaria vulgaris* Roehl.) und anderer Leimkräuter, (*Sileneen*), die damit einen Klebring erhalten. Einen solchen Ring vermögen kleine Tiere nicht zu überschreiten. Er schützt die höher gelegenen Blüten vor unbefugten Gästen, ähnlich wie ein Pechring, den wir am Stamm unserer Obstbäume anbringen, größere Tiere hindert, deren Früchte zu erreichen. — Andererseits können Oberhautzellen, bzw. Oberhautzellgruppen, als aktive „Hydathoden“ für Wasserausscheidung eingerichtet werden. Solche Zellen fallen durch ihren besonderen Inhalt, vor allem durch große Kerne auf. Einzelzellen, die einer solchen Aufgabe obliegen, zeichnen sich auch wohl durch komplizierten Bau aus, so vornehmlich bei Pflanzen, die im feuchten Tropenklima leben. Auf Ausscheidung süßschmeckender Stoffe sind die Oberhautzellen der meist am Blütengrunde angebrachten „Nektarien“ eingerichtet, und sie locken mit diesen Stoffen Bestäuber an.

Vielfach fallen den Oberhautzellen trockner Früchte oder Samen, die den Einflüssen der Außenwelt längere Zeit widerstehen sollen, außer mechanischen Aufgaben auch noch besondere Leistungen zu, die in manchen Fällen in sehr eigenartigen Bauverhältnissen sich äußern. Ein Extrem in dieser Richtung dürften uns die Samenschalen von Weiderichgewächsen (*Lythraceen*) darbieten, die ich hier schildern will, um an ihrem Beispiel zu zeigen, bis zu welchen kunstvollen Einrichtungen es eine pflanzliche Epidermis unter Umständen bringen konnte. Bei der in botanischen Gärten meist kultivierten, nordamerikanischen *Cuphea viscosissima* Jacq.\* wird in jeder Oberhautzelle der Samenschale, durch Verdickung einer mittleren Partie der Außenwand an ihrer Innenseite, ein langer, zylindrischer Auswuchs erzeugt, der bei weiterer Längenzunahme sich in Windungen legt und den Zellraum schließlich fast ganz ausfüllt. Bei Wasserzutritt zu den Samen werden nach einiger Zeit die Stellen der Außenwände, denen die Auswüchse ansitzen, deckelartig geöffnet und die Auswüchse stülpen sich haarähnlich nach außen vor. Es handelt sich um ein wirkliches Umstülpen des Auswuchses, wobei sein zuvoriger Inhalt nunmehr an seine Oberfläche als Schleim gerät. Die spiraligen Einfaltungen, die der Auswuchs zeigt, so lange als er in der Oberhautzelle eingeschlossen ist, werden an der gedehnten Wand des vorgestülpten Schlauches unkenntlich. Die Vorstülpung vollzieht sich sehr rasch, und die vorgeschossenen Schläuche müssen daher allseitig zwischen die Bodenteilchen eindringen und den Samen befestigen. Der Schleim hält das aufgenommene Wasser energisch fest und sorgt so für anhaltende Feuchtigkeit um den

Samen. Das mag ganz vorteilhaft sein; die Einrichtung, die zu diesem Ergebnis führt, ist bei alledem recht verwickelt. Es sind eben in Einzelfällen Apparate bei den Organismen zur Ausbildung gelangt, deren Komplikation nicht ganz im Verhältnis zu ihrem Nutzen zu stehen scheint.

Seit einer Anzahl von Jahren sucht G. Haberlandt\* zu begründen, daß an solchen Laubblättern, welche die Oberseite ihrer Spreite dem Lichte zuwenden, — und das tun fast allgemein die „dorsiventralen“, d. h. mit einer auf äußere Einflüsse verschieden reagierenden Rücken- und Bauchfläche versehenen Blätter, — die Oberhaut der Oberseite auch ein Organ der Lichtperzeption sei. Mit dieser Funktion bringt G. Haberlandt papillöse Vorwölbungen der Außenwände der Oberhautzellen, die an den Blättern mancher Schattenpflanzen kegelförmig werden können, in Verbindung. Sie wirken wie Sammellinsen und sollen das Licht auf das tiefer gelegene, die Chlorophyllkörner führende Gewebe konzentrieren. Die Innenwand der Epidermiszelle wird bei diesem Strahlengang in ihrer Mitte am stärksten beleuchtet. Bei entsprechender Versuchsanstellung gelingt es, sich hiervon direkt unter dem Mikroskop zu überzeugen, auch auf photographischem Wege die erzielte Wirkung festzuhalten. An Oberhäuten, die an ihrer Außenfläche glatt sind, kann durch die Vorwölbung der Innenwand gegen das Blattinnere eine ähnliche Strahlenbrechung erzielt werden. Auch wirken in bestimmten Fällen vorgewölbte Außen- und Innenwände von Epidermiszellen zusammen, um bikonvexe Linsen herzustellen. Noch andere Pflanzen, wie *Colocasia antiquorum* Schott, *Campanula persicifolia* L., sind in der Mitte der Außenwände ihrer Epidermiszellen mit linsenförmigen Verdickungen aus oft besonders stark lichtbrechender Substanz versehen. Das sind Tatsachen, welche sicherstehen, während über den Nutzeffekt der Einrichtung die Ansichten auseinandergehen. Nach G. Haberlandt handelt es sich um lichtperzipierende Organe der Pflanze, die er den Sinnesorganen der Tiere zur Seite stellt. Bei manchen Pflanzen, von denen hier nur die in Peru einheimische Acanthacee *Fittonia Verschaffeltii* (Lam.) Coem. genannt werde, wölben sich aus der Blattoberseite einzelne Epidermiszellen als große Kugeln vor und tragen eine sehr kleine, bikonvexe Zelle an ihrem Scheitel. Sie zeichnen sich durch besondere optische Leistungen aus. Auf den Blättern unseres Spitzahorns (*Acer platanoides* L.) kommt Gruppen abweichend gebauter Oberhautzellen ein solches Verhalten zu. Bei entsprechendem Lichteinfall zeichnen sie sich vor den benachbarten Oberhautzellen dadurch aus, daß die Mittelfelder ihrer Innenwände hell erleuchtet und von dunklen Randzonen umgeben erscheinen. G. Haberlandt bezeichnet solche Gebilde als „Ozellen“, indem er sie mit den „Richtungsaugen“ mancher niederer Tiere vergleicht. Der optische Apparat der Epidermen soll in allen Fällen dazu dienen, die Blattspreite über die für sie günstigste Lichtlage zu orientieren und ihre Einstellung in diese zu veranlassen. Das ist nun aber der Punkt, gegen den die Angriffe von anderer Seite gerichtet werden. Der Gegensatz ist nicht ausgeglichen. Tatsächlich gelang M. Nordhausen der Nachweis, daß Blätter, deren Oberhaut nach Haberlandt einen optischen Orientierungsapparat darstellen sollte, die richtige

Oberhaut als  
Lichtperzeptions-  
Apparat.



Fühltpfel  
der Oberhaut.

Lichtlage annahmen, nachdem man diesen Apparat an ihnen zerstört hatte. Seine Leistungen für die Pflanze sind also noch unklar. Die optischen Erscheinungen, die G. Haberlandt an ihm konstatierte, stehen andererseits als solche fest. Sich vorzustellen, daß ein so wirkender Apparat völlig nutzlos zur Ausbildung gelangt sei, hält zunächst schwer. — Als besondere Reizempfänger werden in der Epidermis gewisser Pflanzen „Fühltpfel“ ausgebildet.\* Die Ranken der Kürbisgewächse (*Cucurbitaceen*) haben sie aufzuweisen, und zwar gewöhnlich nur an jener Seite, deren Berührung Krümmungsbewegungen auslöst. Dort zeigt bei den meisten Arten jede Oberhautzelle in der Mitte ihrer Außenwand einen solchen Tüpfel. Dieser erweitert sich trichterförmig gegen die Oberfläche

und ist von dieser nur durch eine dünne Membran abgeschlossen. Der Protoplast setzt sich in dem Tüpfelraum fort und füllt ihn in der Regel ganz aus. Es leuchtet ein, daß solche Tüpfel den Reiz jeder Berührung besonders stark empfinden würden.

Mehrschichtige  
Oberhaut.

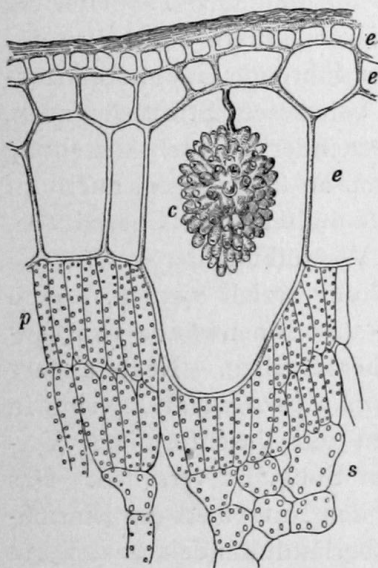


Fig. 36. Querschnitt durch das Blatt von *Ficus elastica*. *c* Zystolith, *eee* dreischichtige Epidermis, *p* Palisadenparenchym, *s* Schwammparenchym.  
Vergr. 240.

Nur verhältnismäßig selten kommen bei den hochentwickelten Pflanzen auch mehrschichtige Epidermen vor. Sie entstehen dadurch, daß die jüngeren Oberhautzellen sich entsprechend teilen. Das geschieht beispielsweise an den Blättern des Gummibaumes (*Ficus elastica* L.) (Fig. 36), der in Ostindien zu bedeutender Höhe heranwächst, bei uns in kleinen Exemplaren eine häufige Zierde der Blumentische bildet. Seine großen, an ihrer Oberseite stark glänzenden Blätter sind beiderseits mit einer dreischichtigen Oberhaut versehen. Die äußerste Schicht dieser Oberhaut ist kleinzellig und dient vornehmlich nur noch einer mechanischen Aufgabe; die zweite und besonders die

dritte Schicht besitzt weit größere Zellen und fungiert als Wasserbehälter. Alle drei Schichten sind chlorophyllfrei. Im mikroskopischen Bilde der Querschnitte fallen innerhalb der innersten Epidermisschicht in einzelnen besonders stark angeschwollenen Zellen traubenförmige Körper auf (Fig. 36 *c*). Sie werden von einem Stiel getragen, der der Außenwand entspringt. Es handelt sich um einen aus aufeinanderfolgenden Membranschichten aufgebauten, mit Warzen besetzten Membranauswuchs, der mit kohlensaurem Kalk stark inkrustiert ist und einen Exkretbehälter für diesen Stoff darstellt. Solche „Zystolithen“ sind in der Pflanzenreihe der *Urticales*, zu der auch *Ficus* gehört, verbreitet und auch noch in einigen anderen Familien anzutreffen. Den Blättern der die eßbaren Feigen liefernden *Ficus carica* L. kommen die Zystolithen ebenfalls zu. Sie füllen auch in ihnen vergrößerte Zellen der Epidermis aus, die aber bei dieser *Ficus*art nur einschichtig ist. Es sind außerdem mehrschichtige Epidermen den Blättern verschiedener Piperazeen und Begoniazeen eigen, und sie kommen auch an

Traubenförmige  
Körper  
der Urticales.

Wurzeln vor. An gewissen Luftwurzeln erlangen sie sogar, so in den Familien der Orchideen und zum Teil auch der Arazeen, eine ganz eigenartige, mit besonderen Wurzelhülle. Aufgaben verbundene Ausgestaltung. Sie bilden dort das sog. „*Velamen radicum*“ (Fig. 59 *vl*), eine oft recht starke, pergamentartige Hülle, die weiß erscheint, wenn sie Luft führt, hingegen grünlich, wenn sie mit Wasser gefüllt ist, weil dann die tiefer gelegenen, chlorophyllhaltigen Gewebe der Wurzel durchschimmern. Auch diese ganze Hülle geht durch fortgesetzte Teilungen aus einer zunächst einfachen Epidermisanlage hervor. Im fertigen Zustande weist sie Zellräume auf, die mit schrauben- oder netzförmigen Wandverdickungen versehen sind und nur Luft oder Wasser führen. Ihren lebendigen Inhalt haben alle Zellen dieser Hülle eingebüßt. Ihre Wände sind oft auch mit Löchern ausgestattet. Der Nutzen, den solche Wurzelhüllen den epiphytischen, d. h. auf anderen Pflanzen oft in bedeutender Höhe über dem Boden in tropischen Wäldern wachsenden Orchideen und Arazeen bringen, ist leicht einzusehen. Denn das *Velamen radicum* saugt wie Fließpapier das Wasser auf und vermag es infolgedessen gleich festzuhalten.

Die Oberhautzellen schließen, wie wir schon erfahren haben, seitlich lückenlos untereinander zusammen. Dadurch werden solche Lücken in ihrem Verbande vermieden, die unkontrollierbare Wasserverluste für die Pflanze zur Folge hätten. Andererseits muß die Pflanze für Transpirationszwecke und Gasaustausch mit der umgebenden Atmosphäre Öffnungen besitzen, die nach außen münden, Öffnungen aber, deren Weite nach Bedarf geregelt werden kann. Über eine solche Einrichtung verfügt sie in ihren Spaltöffnungsapparaten (Fig. 37). Die „Spaltöffnungen“ können nur den von Luft umgebenen Pflanzenteilen von Spaltöffnungen. Nutzen sein und fehlen demgemäß jenen, die unterirdisch oder untergetaucht leben. Auch an oberirdischen Gliedern des Pflanzenkörpers haben sie nur dort einen Zweck, wo ein mit Zwischenzellräumen versehenes Gewebe an die Oberhaut grenzt, also nicht an Stellen, wo ein interzellularraumfreies, mechanisches Gewebe dies tut. Entwicklungsgeschichtlich gehören die Spaltöffnungen stets der Oberhaut an, auch da, wo sie im fertigen Zustande nicht in gleicher Höhe mit ihr liegen. Sie verdanken ihre Entstehung der Teilung junger Oberhautzellen, im einfachsten Falle einem Teilungsschritt, durch welchen solche Zellen in zwei ungleich große Schwesterzellen zerlegt werden. Aus der größeren Zelle geht eine Oberhautzelle hervor, die andere bildet durch eine weitere Teilung die Spaltöffnung, als deren Mutterzelle sie gelten kann. Vielfach folgen aber noch mehrere Teilungen in der ursprünglichen Oberhautzelle aufeinander, bevor es zur Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle kommt. Jede Pflanzenart hält an ihrem Teilungsmodus fest und liefert charakteristische Bilder bei diesem Vorgang. So können die aufeinander folgenden Scheidewände bogenförmig gekrümmt sein und sich derart schneiden, daß sie einen elliptischen oder dreieckigen Raum zwischen sich abgrenzen. Selbst ganz eigenartige, kreisförmige Wandbildungen kommen bei Farnen vor, durch welche die junge Oberhautzelle in eine mittlere, ovale Spaltöffnungsmutterzelle und eine sie wie ein Rahmen umfassende, ringförmige Oberhautzelle zerlegt wird. Interessant ist es gewiß, daß

auch solche histologische Eigenheiten bei jeder einzelnen Spezies erblich fixiert sind, daß man zudem, bei hinreichender Ausdehnung der Untersuchungen alle Mittelformen zwischen den Extremen bei den jetzt existierenden Pflanzenarten noch vorhanden findet und durch ihre Aneinanderreihung sich ein lückenloses Bild von ihrem phylogenetischen Zustandekommen entwerfen kann.

Die Spaltöffnungsmutterzellen nehmen nach ihrer Anlage elliptische Gestalt an und werden durch eine Längswand in zwei Tochterzellen zerlegt. Diese verdicken hierauf den mittleren Teil dieser Längswand in ganz bestimmter Weise, für gewöhnlich so, daß sie dieser oben und unten je eine Leiste ansetzen. Hierauf spaltet sich diese Längswand an der so verdickten Stelle, und es entsteht ein Zwischenzellraum, der von außen in das Innere der Pflanze führt (Fig. 37). Unter einer solchen Spaltöffnung, deren beide Zellen als „Schließzellen“ bezeichnet werden, treten die Zellen des inneren Gewebes auseinander, um einen durch

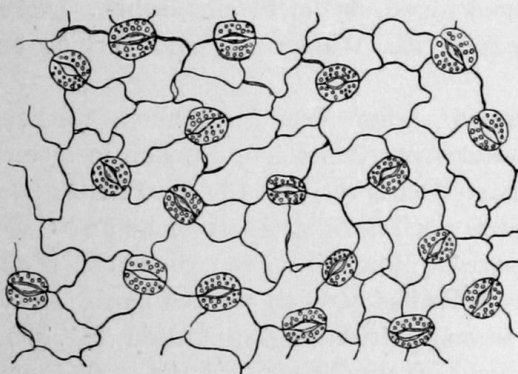


Fig. 37. Epidermis mit Spaltöffnungen auf der Blattunterseite von *Helleborus niger*. Vergr. 120.

seine Größe sich auszeichnenden Interzellularraum, den man „Atemhöhle“ (Fig. 38B) nennt, zu bilden. Die Schließzellen der Spaltöffnung führen stets Chlorophyllkörner, während die übrigen Oberhautzellen, wie wir schon wissen, meist diese Gebilde nicht enthalten. Die Schließzellen benötigen der Chlorophyllkörner zur Ausübung ihrer Funktion, die an Turgoränderungen geknüpft ist. Sie assimilieren kräftig im Lichte und zeigen den Erfolg ihrer Tätigkeit deutlich durch die verhältnis-

mäßig großen Stärkekörner an, die sie in ihren Chlorophyllkörnern bilden. Aus dieser Stärke gehen aber dann weiter die Stoffe hervor, die, kräftig das Wasser anziehend, einen osmotischen Druck in den Schließzellen herzustellen vermögen, der auf 5 bis 10 Atmosphären steigen kann.

Der Bau der Schließzellen (Fig. 38), der es mit sich bringt, daß bei steigendem Turgor die Zentralspalte sich erweitert, bei sinkendem Turgor sich schließt, ist nicht bei allen Pflanzen der gleiche. Wir wollen uns hier darauf beschränken, die häufigst vorkommende Einrichtung zu erörtern. Das wird genügen, um uns den Einblick in diese Art von Mechanismen zu gewähren. Wir halten uns somit an jenen Typus, wo die Verdickung der die beiden Schließzellen trennenden Wand zu beiden Seiten der Zentralspalte so angebracht ist, wie zuvor geschildert wurde (Fig. 38B, 39). Steigt der Turgor in derartig gebauten Schließzellen, so wirkt er dahin, sie zu vergrößern und ihre Wände zu strecken. Dieser Streckung leisten aber die Verdickungsleisten an der Spalte größeren Widerstand als die unverdickten Wandstellen. Die der Spalte gegenüberliegenden Seiten der Schließzellen werden stärker gedehnt, und das hat ihre Krümmung und eine entsprechende Erweiterung der zwischen den beiden Schließzellen befindlichen Spalte zur Folge. Sinkt der Turgor, so nehmen die Schließzellen an Größe



ab, ihre Krümmung wird schwächer, die Spalte demgemäß verengt oder selbst geschlossen. Der Umstand, daß in beiden Schließzellen ein Streifen Wand, in halber Höhe an der Spalte zwischen den Verdickungsleisten, dünn blieb, hat zur Folge, daß er vorgewölbt wird, wenn bei sinkendem Turgor die Schließzellen an Größe abnehmen, und daß er damit zur Verengung der Spalte wirksam beiträgt. Zarte Schnitte, die einen Spaltöffnungsapparat genau quer halbiert haben (Fig. 38 *B*, 39 *A*), zeigen, daß die verdickten Membranteile an der Spaltseite der Schließzellen oberhalb und unterhalb der Spalte mehr oder weniger stark vorspringen, wobei sie über ihr oft schnabelartig geformt erscheinen. Entsprechende Reagenzien lehren, daß sie stark kutinisiert sind. An den nämlichen Querschnitten stellt man auch fest, daß die Schließzellen nicht starr zwischen den verdickten Außenwänden der angrenzenden Oberhautzellen eingefügt sind, sondern sich mit ihnen meist wie durch Scharniere verbunden zeigen (Fig. 39 *A*, *sch*). Diese kommen

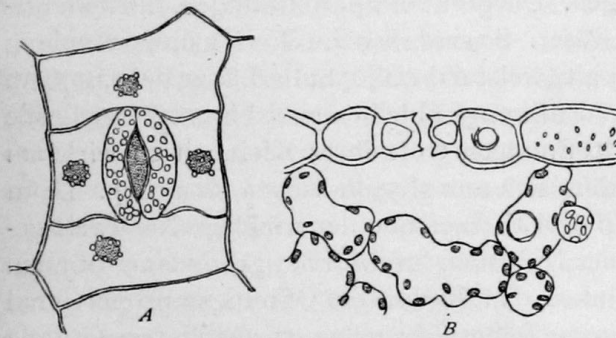


Fig. 38. Epidermis der Blattunterseite von *Tradescantia virginica*. *A* von außen. *B* im Querschnitt. Die Spaltöffnung zwischen Nebenzellen, in *B* unter ihr die Atemhöhle zu sehen. Vergr. 240.

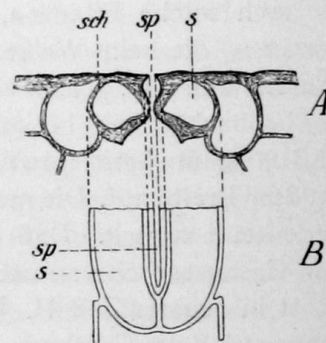


Fig. 39. Schematische Darstellung des Querschnittes einer mit Scharnieren *sch* versehenen Spaltöffnung in *A*; *B* eine Hälfte der entsprechenden Flächenansicht. *s* Schließzellen. *sp* Spalt. Vergr. 375.

durch eine ganz plötzliche Verdünnung der Außenwände an diesen Anschlußstellen zustande. S. Schwendener hat sie als „Hautgelenke“ bezeichnet. So werden die Schließzellen in ihrer Beweglichkeit weniger gehindert. Den nämlichen Nutzeffekt hat in anderen Fällen die Ausbildung von „Nebenzellen“ am Spaltöffnungsapparat. Diese Nebenzellen sind angrenzende Oberhautzellen von abweichendem Bau, die sich durch schwächere Verdickung ihrer Außenwände, auch wohl durch geringere Höhe auszeichnen. Jene zuvor geschilderten Teilungen der jungen Oberhautzellen, die der Bildung des Spaltöffnungsapparates vorausgehen, sorgen für diese seine Umgebung. In den meisten Fällen ersetzen übrigens, wie W. Benecke zeigte, die Nebenzellen der Spaltöffnungen nicht die Hautgelenke, sondern sie verhindern es, daß bei Schrumpfungen der Blätter die Leistungen der Schließzellen durch Zug- und Druckwirkungen zu sehr beeinträchtigt werden. Daher diese Einrichtung besonders häufig bei den durch fleischige Ausbildung ihrer Blätter und Stengelteile ausgezeichneten „Fettpflanzen“ (*Sukkulanten*) und anderen Bewohnern trockener Landstriche (*Xerophyten*) gegeben ist.

Es trifft im allgemeinen zu, wenn man angibt, daß die Spaltweite zwischen den Schließzellen sich nach dem jeweiligen Bedarf der Pflanze richtet. Doch

fand Ernst Stahl, daß einer Reihe von Bäumen, die auf feuchtem Boden leben, so besonders den Weidenarten, die Fähigkeit, die Transpirationsgröße zu regulieren, abgeht. Sie vermögen nicht ihre Spaltöffnungen zu schließen. Daher abgeschnittene Weidenzweige so rasch eintrocknen. Pflanzen, deren Spaltöffnungen regulierbar sind, werden sie für gewöhnlich im Lichte öffnen, wodurch die Abgabe von Wasserdampf aus dem Innern der Pflanze an die Atmosphäre, die Zufuhr neuen Wassers und der darin gelösten Nährsalze an die assimilierenden Gewebe gefördert wird. Im Dunkeln, wo die Assimilationsarbeit aufhört, pflegen sich die Spalten hingegen zu schließen. Sie tun es aber auch im Lichte, falls die gegebenen Bedingungen es verlangen. So stellt sich ihr teilweiser oder gänzlicher Verschluß bei den meisten Pflanzen während des Welkens ein. Wo das der Fall ist, hören solche Blätter auch auf, Stärke zu bilden. Doch gibt es auch solche Pflanzen, wie *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Hydrangea hortensis*, die beim Welken ihre Spaltöffnungen nicht verschließen, und diese fahren dann fort, Stärke zu erzeugen. Die größten Spaltöffnungen, die man bisher beobachtet hat, besitzen die Gräser. So sind sie beim Weizen 0,079 mm lang und 0,039 mm breit, ihre Zentralspalte weist dabei 0,038 mm Länge bei 0,007 mm größter Breite auf. Die meisten Spaltöffnungen bleiben aber hinter dieser Größe bedeutend zurück. Daß die Spaltöffnungen trotz ihrer Kleinheit so wirksam den Gasaustausch vermitteln, erklärt sich aus physikalischen Ursachen. Denn es ist in neuerer Zeit H. J. Brown und F. Escombe der wichtige Nachweis gelungen, daß die Geschwindigkeit der Diffusion durch Öffnungen in einer dünnen Scheidewand nicht der Fläche, sondern dem Radius der Öffnungen proportional ist. Die Diffusion durch eine Summe feiner Öffnungen ist aus diesem Grunde weitaus größer, als durch eine einzige Öffnung von entsprechender Gesamtweite. Beträgt zudem die Entfernung der kleinen Öffnungen etwa das Zehnfache ihres Durchmessers, so fällt die Diffusion fast ebenso stark aus, als wenn überhaupt keine trennende Membran vorhanden wäre. So aber liegen annähernd die Verhältnisse für die Verteilung der Spaltöffnungen in den Epidermen, sofern es auf eine möglichst vollständige Ausnutzung dieser Apparate ankommt. Die Pflanze hat in diesem Falle, wie in so vielen anderen ihrer Leistungen, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ein physikalisches Prinzip mit Vorteil ausgenutzt, das wissenschaftlich aufzuklären erst der Neuzeit vorbehalten blieb. — Die größte Zahl von Spaltöffnungen, die bis jetzt auf einem Quadratmillimeter Blattfläche festgestellt worden ist, beträgt 716. Sie wurde vor langer Zeit schon durch Franz Unger für Rübsen (*Brassica rapa* L.) angegeben. Im allgemeinen bewegt sich diese Zahl zwischen 100 und 300, womit sie jedenfalls die für den Gasaustausch der Pflanze erwünschte Leistungsfähigkeit erreicht, auch in betreff der Kohlensäure, die, weil in geringer Menge in der Luft vertreten, eine schwache Partiärpressung besitzt und daher nur schwer auf anderem Wege dem Pflanzeninnern zugeführt werden kann. Ein Blatt des in unseren Gärten häufigen Katalpenbaumes absorbiert in der Zeiteinheit etwa zwei Drittel der Kohlensäure, die von einer gleich großen, freien Kalilaugenfläche aufgenommen wird. Fritz Noll hat berechnet, daß einem einzigen, mittel-

großen Kohlblatt etwa 11 Millionen, einem solchen Sonnenblumenblatt (*Helianthus annuus* L.) 13 Millionen Spaltöffnungen zur Verfügung stehen. Bei den dorsiventralen Laubblättern der Landpflanzen hat die Arbeitsteilung meist dahin geführt, daß nur noch die Unterseite der Spreite Spaltöffnungen führt. Schwimmende Laubblätter von Wassergewächsen können naturgemäß nur an ihrer der Luft zugekehrten Oberseite Spaltöffnungen gebrauchen. Manche submerse Wasserpflanzen haben ihre Spaltöffnungen noch nicht ganz eingebüßt, sie aber entsprechend der Umgebung verändert, man könnte sagen, unschädlich gemacht. Da gibt es Fälle, wo die Spaltöffnung zunächst noch normal ausgebildet wird, aber ihre Spalte dauernd geschlossen bleibt, andre, wo diese Spalte besondere Verschlusseinrichtungen erhalten hat, schließlich solche, wo die beiden Schließzellen sich überhaupt nicht mehr voneinander vollständig an der Spaltseite trennen. So wird dieses Organ nach und nach reduziert.

Es liegt, so scheint es mir, nah, diejenigen Fälle, in welchen wir die Spaltöffnungen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen angebracht, zudem in der vorteilhaftesten Entfernung voneinander verteilt finden, für die ursprünglichsten zu halten. Der oberste Grad der Leistungsfähigkeit der Spaltöffnungen konnte aber in der Folge vielen Pflanzen gefährlich werden, wenn ihnen unter veränderten Bedingungen das Wasser für so ergiebige Transpiration nicht mehr zur Verfügung stand, oder die Bodensalze in zu konzentrierter Lösung ihre transpirierenden Organe erreichten. Da erst bildeten sich verschiedene sekundäre Einrichtungen aus, um die ursprüngliche Höhe der Leistung herabzusetzen. Am häufigsten wurde das durch Versenken der Spaltöffnungen in die Epidermis erreicht. Die beiden Schließzellen kamen dann tiefer als die umgebenden Epidermiszellen zu liegen, so daß nur ein Kanal zwischen diesen zu ihrer Spalte hinabführte. So war ein „windstiller Hohlraum“, eine „äußere Atemhöhle“ über dem Spaltöffnungsapparat geschaffen. Unter Umständen wurde ein ähnliches Ergebnis durch starke Förderung der oberen Verdickungsleisten über der Spalte, die zusammenneigend einen windstillen Hohlraum dort herstellten, erreicht. Eine baumartige Wolfsmilchart der afrikanischen Dornbuschsteppe, die *Euphorbia tirucalli* L., mit fingerdicken, besenartig angeordneten Zweigen, sezernierte einen Wachsring um jede Spaltöffnung und umgab sie auf solche Weise mit einer äußeren Atemhöhle. Die Aufgabe, die Transpirationsgröße herabzusetzen, kann auch den unter der Spaltöffnung befindlichen, die Atemhöhle umgebenden Gewebezellen zufallen, und von diesen sogar, bei längerer Trockenheit, eine völlige Verstopfung der inneren Mündungsstelle der Spalte vollzogen werden. — Der in der mediterranen Region so verbreitete Oleanderstrauch, welcher dort alljährlich eine längere Dürrezeit zu überwinden hat, versenkt seine Spaltöffnungsapparate in mit Haaren verhüllte Höhlungen, die sich an der Unterseite der Lamina befinden. Von den Seitenwänden dieser Höhlungen ragen in ihr Inneres kegelförmige Erhebungen hinein, die mit je einer Spaltöffnung abschließen. Unter Umständen gilt es auch an feuchten, schattigen Standorten die Transpirationsgröße durch besondere Einrichtungen zu steigern. Zu diesen rechne ich die Erhebung der



Spaltöffnungen über die Epidermis, die beispielsweise bei Farnen öfters vorkommt.

Einen ganz auffälligen Funktionswechsel haben die Spaltöffnungen in solchen Fällen erfahren, in welchen sie zum Zweck der Ausscheidung von tropfbarflüssigem Wasser Verwendung fanden. Sie führen dann den Namen von Wasserspalten. „Wasserspalt“ (Fig. 40). Sie unterscheiden sich von den dem Gasaustausch dienenden Spaltöffnungen dadurch, daß ihre Schließzellen von Anfang an unbeweglich sind oder ihre Beweglichkeit bald einbüßen. Demgemäß sind auch die charakteristischen Verdickungsleisten an der Spalte bei ihnen entweder gar nicht vorhanden oder doch nur schwach ausgebildet. Sie sterben auch bei verschiedenen Pflanzen frühzeitig ab oder verschwinden gänzlich. Sie zeichnen sich oft durch eine für solche Gebilde sehr auffällige Größe aus. Unsere Kapuzinerkresse, (*Tropaeolum majus* L.), würde ein Beispiel für Wasserspalten mit toten Schließzellen abgeben. Man findet bei ihr die Wasserspalten, meist zu mehreren vereint, am Rande der schildförmigen Spreite, an den Stellen, wo dieser Rand schwache Einsenkungen zeigt. Ihre Spalten stehen weit offen. Früh am Morgen haften dem Blattrande an den Stellen, wo sie sich befinden, klare Wassertropfen an, die dann bald verdunsten. Aus den enormen Wasserspalten, die sich an den Blattspitzen verschiedener, auch in unseren Gewächshäusern kultivierter Colocasien und Caladien befinden, kann man unter günstigen Bedingungen Wasser abtropfen sehen. So zählte Hans Molisch bei *Colocasia antiquorum* Schott bis zu 163 abfallende Tröpfchen in der Minute, und ersammelte von einem noch jungen Blatt von *Colocasia nymphaeifolia* Kth. 48 bis 97 Kubikzentimeter ausgeschiedener Flüssigkeit in einer Nacht. — An submersen Pflanzenteilen sind Wasserspalten eine verbreitete Erscheinung. Sie sterben meist frühzeitig ab, werden auch oft mitsamt dem angrenzenden Gewebe desorganisiert, so daß offene Grübchen entstehen, durch welche Wasser und in ihm gelöste Stoffe hervorgepreßt werden. Vorwiegend nehmen solche Grübchen als „Apikalöffnungen“ die Blattspitzen ein.

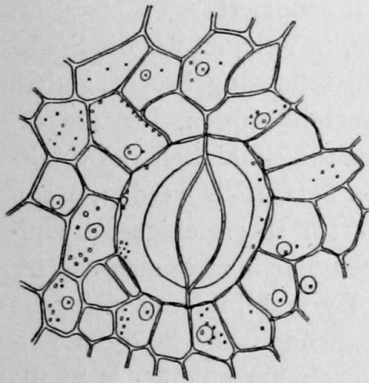


Fig. 40. Wasserspalte vom Blattrande des *Tropaeolum majus*, nebst angrenzenden Epidermiszellen. Vergr. 200.

Man findet bei ihr die Wasserspalten, meist zu mehreren vereint, am Rande der schildförmigen Spreite, an den Stellen, wo dieser Rand schwache Einsenkungen zeigt. Ihre Spalten stehen weit offen. Früh am Morgen haften dem Blattrande an den Stellen, wo sie sich befinden, klare Wassertropfen an, die dann bald verdunsten. Aus den enormen Wasserspalten, die sich an den Blattspitzen verschiedener, auch in unseren Gewächshäusern kultivierter Colocasien und Caladien befinden, kann man unter günstigen Bedingungen Wasser ab-

tropfen sehen. So zählte Hans Molisch bei *Colocasia antiquorum* Schott bis zu 163 abfallende Tröpfchen in der Minute, und ersammelte von einem noch jungen Blatt von *Colocasia nymphaeifolia* Kth. 48 bis 97 Kubikzentimeter ausgeschiedener Flüssigkeit in einer Nacht. — An submersen Pflanzenteilen sind Wasserspalten eine verbreitete Erscheinung. Sie sterben meist frühzeitig ab, werden auch oft mitsamt dem angrenzenden Gewebe desorganisiert, so daß offene Grübchen entstehen, durch welche Wasser und in ihm gelöste Stoffe hervorgepreßt werden. Vorwiegend nehmen solche Grübchen als „Apikalöffnungen“ die Blattspitzen ein.

Haare  
der Oberhaut

Eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Gestaltung und der Funktion kommt jenen Anhangsgebilden der Epidermis zu, die als „Haarbildungen“ zusammengefaßt werden. Ihre Bedeutung für die Pflanzen ergibt sich in einleuchtender Weise aus dem Umstande, daß nur wenige Pflanzenfamilien existieren, denen solche Gebilde ganz abgehen. Bei manchen Pflanzen sind sie aber nur an jugendlichen Teilen auffällig, um später mehr oder weniger vollständig zu schwinden. Sie decken beispielsweise junge Blätter, um sie gegen zu starke Belichtung und Verdunstung zu schützen, vornehmlich an jener Seite, die bei ihrer Entfaltung aus der Knospe zuerst zum Vorschein kommt. Die einfachste Art der Haarbildung beruht auf einer kegelförmigen Vorwölbung der Oberhaut-

zellen, wodurch Papillen (Fig. 41) entstehen. Ernst Stahl hat auf den durch Papillenform der einzelnen Oberhautzellen veranlaßten, eigentümlichen Sammetganz der Blattoberseite vieler Tropenpflanzen hingewiesen. Diese Papillen fördern die Benetzbarkeit der betreffenden Blattseite bei Regengüssen. Das Wasser wird infolgedessen sofort über die Blattfläche verteilt und kann nur eine sehr dünne Schicht auf ihr bilden, da der Überfluß fortdauernd abträufelt. Solche Blätter werden demgemäß, wenn der Regen aufhört, sehr rasch trocken, was die Transpiration aus ihrem Innern in erwünschter Weise begünstigt. Zugleich sollen die Papillen dieser Blätter als Strahlenfänger fungieren, indem sie ähnlich wie Sammellinsen wirken und das spärliche Licht, welches diese an schattigen Stellen wachsenden Pflanzen erreicht, konzentrieren. Auch an Blumenblättern sind solche Papillen verbreitet und verleihen ihnen ein sammetartiges Aussehen. — In einer bestimmten Region der Wurzel, nicht fern von ihrer Spitze, wachsen die Oberhautzellen zu schlauchförmigen Haaren, den „Wurzelhaaren“ aus, die je nach der Pflanzenart 0,15 bis 0,8 mm lang werden, zwischen die Erdteilchen eindringen, sich ihnen fest anschmiegen, durch Verschleimung ihrer äußersten Wandschicht mit ihnen verkleben und so dem Boden sogar die von ihm besonders stark festgehaltenen Nährstoffe, wie Kali- und Ammoniaksalze, Phosphate und Eisen zu entreißen vermögen. Aus dem nämlichen Grunde gelingt es den Wurzeln, einem Erdboden, der für unser Gefühl fast trocken erscheint, noch namhafte Mengen Wasser abzugewinnen. Infolge ihrer großen Zartheit sind die Wurzelhaare nur kurzlebig, so daß sie fortdauernd durch neue, die an den jüngeren Teilen der wachsenden Wurzeln entstehen, ersetzt werden. Die Wurzeln solcher Pflanzen, die saprophytisch leben, d. h. in humusreichem Boden von abgestorbenen, organischen Substanzen sich ernähren, bilden hingegen keine Wurzelhaare. Sie haben sich aber mit Pilzen vereinigt, deren Fäden als „Mykorrhiza“ ihre Wurzeln umspinnen und die Aufgabe der Wurzelhaare verrichten. Auch der Pilz findet in diesem Verbande, der einen Fall sog. Symbiose darstellt, seinen Vorteil: er erhält als Gegenleistung bestimmte Stoffe von der Wurzel zuerteilt. — Die Protoplasten der Haare, die an oberirdischen Sprossen als Lichtschirm wirken oder die Transpirationsgröße herabsetzen sollen, pflegen frühzeitig abzusterben. Solche Haare sind im allgemeinen mehrzellig, dabei unverzweigt oder verzweigt. Die erste Scheidewand, die in einem solchen Haar angelegt wird, pflegt das in der Epidermis steckende Fußstück des Haares von seinem eigentlichen Körper zu trennen. Indem die Haare durcheinander wachsen und sich mannigfach verflechten, stellen sie jene wolligen oder filzigen Haarkleider her, die den Pflanzen ein weißes, oft mattes, doch unter Umständen auch seiden- oder silberglänzendes Aussehen verleihen. An dorsiventralen Laubblättern wird eine solche Behaarung der Oberseite einen Schutz gegen zu viel Licht bedeuten, an der Unterseite die Verdunstung mäßigen. Je nach den Standortsverhältnissen kann dieselbe Pflanzenart

Papillen.

Sammetganz  
vieler Tropen-  
pflanzen.

Wurzelhaare.

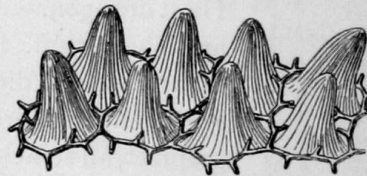


Fig. 41. Oberhaut vom Blumenblatte des Stiefmütterchens, *Viola tricolor*. Die Zellen mit faltenartigen Leisten an den Seitenwänden und mit vorspringenden Papillen. Vergr. 250.

Mykorrhiza.

Behaarung  
oberirdischer  
Pflanzenteile.

ein verschieden starkes Haarkleid besitzen. — Besonders schön geformte Schuppenhaare weisen verschiedene Vertreter der Familie der Ölweidengewächse (*Elaeagnaceen*) auf, so der in unseren Gärten kultivierte Oleaster (*Elaeagnus angustifolia* L.), oder jener Sanddorn (*Hippophaë rhamnoides* L.), der durch seine orangefarbenen Beeren im Herbst an den Ufern der Ostsee so sehr auffällt. Die Schuppenhaare dieser Pflanzen haben die Gestalt großer, flacher, der Unterlage angeschmiegt, aus schmalen, radial zusammengefügt Zellen aufgebaut Sterne. — Haare, die als Waffen Verwendung finden, treten in einfachster

Schuppenhaare.

Borsten.

Brennhaare.

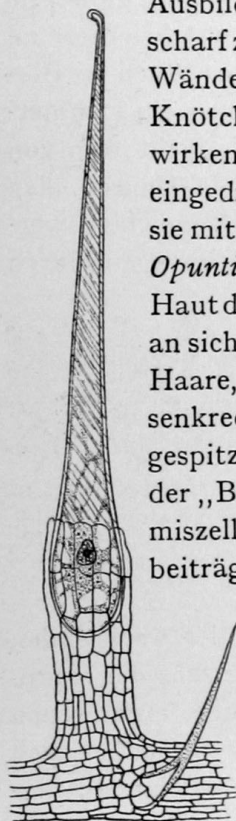


Fig. 42. Brennhaar von *Urtica dioica*, nebst einem Stück Epidermis, auf diesem rechts eine kleine Borste. Vergr. 60.

Ausbildung als steife, kurze, einzellige Borsten, die an ihrem Ende scharf zugespitzt sind und stark verdickte, oft verkalkte oder verkieselte Wände besitzen, in die Erscheinung. Die vorspringenden Höcker und Knötchen, mit denen diese Haare an ihrer Oberfläche besetzt sind, bewirken es, daß sie in den Weichteilen eines Tieres, sofern sie in diese eingedrungen sind, festhaften. Ganz besonders ist das der Fall, wenn sie mit Widerhaken versehen sind, was jeder erfahren hat, falls er eine *Opuntia* berührte, deren Angelborsten ihm dann unvermeidlich in die Haut drangen. — Auch die Wirkung der Brennesselhaare hat jeder schon an sich erprobt. Es sind das steife, einzellige Haare, die so wie andere Haare, welche die Pflanzen zu ihrer Verteidigung tragen, annähernd senkrecht von ihrem Körper abstehen. Das Haar (Fig. 42) ist scharf zugespitzt, an seinem Grunde blasig angeschwollen. Diese Anschwellung, der „Bulbus“ steckt in einem Becher, der sich als kleines, von Epidermiszellen überzogenes Säulchen aus der Unterlage erhebt und so dazu beiträgt, das Brennhaar vorzustrecken. Die Haarwände sind in den unteren Teilen verkalkt, im oberen verkieselt. Die Spitze läuft in ein kleines, schief angefügtes Köpfchen aus. Dieses bricht bei der leisesten Berührung ab, entsprechend seiner schrägen Ansatzstelle, an welcher die Haarwandung verdünnt ist. So endet das Haar nunmehr in einer scharfen Spitze, ganz ähnlich wie eine Einstichkanüle. Diese dringt in die Wunde ein, in welche der giftige Inhalt des Haares entleert wird. Nach G. Haberlandt besteht dieses Gift in einer gelösten, eiweißartigen Substanz, die sich den Enzymen anschließt. Die Giftwirkung unserer Brennesselarten hat der Mensch bald überwunden, doch gibt es tropische Vertreter derselben Gattung *Urtica*, die dem, der sie berührt hat, langandauernde Schmerzen verursachen können, unter Umständen starrkrampf-ähnliche Zustände und selbst den Tod herbeiführen. Auffallend ist gewiß, daß ganz verschiedene, im System weit auseinanderstehende Pflanzenfamilien, welche Brennhaare besitzen, in der Ausgestaltung dieser Organe dem nämlichen Weg gefolgt sind. Denn derselbe auffällige, zweckentsprechende Bau der Brennhaarspitze kehrt bei Urtikazeen, Loasazeen und Hydrophyllazeen wieder. Die Anhänger der Vorstellung, daß die Entwicklung der Organismen durch zweckentsprechende Reaktionen auf äußere Einwirkungen beeinflusst worden sei, erblicken in solchen Erscheinungen eine Stütze ihrer Auffassung. — An der Ausbildung des



Säulchens, das als Träger des Brennesselhaares fungiert, sahen wir bereits außer der Epidermis auch das unter ihr befindliche Gewebe sich beteiligen. Derartige nicht rein epidermale Auswüchse werden als „Emergenzen“ bezeichnet und den eigentlichen Haaren oder „Trichomen“, denen die Epidermis allein den Ursprung gibt, gegenübergestellt. Die „Stacheln“ der Rose geben ein typisches Beispiel für Emergenzen ab. Sie sind von gestreckten, verdickten Oberhautzellen bedeckt und von subepidermalemem Gewebe im Innern erfüllt. Die dem Stengel einer Rose aufsitzenden Stacheln lassen sich durch entsprechend starken, seitlichen Druck, den man gegen sie ausübt, glatt von dessen Oberfläche ablösen, weil eine Trennungsschicht unter ihnen vorhanden ist, mit deren Hilfe sie von älteren Stengelteilen abgeworfen werden. Unter den Stacheln an den Blattstielen der Rose fehlt diese Trennungsschicht; da fallen eben die Stacheln zusammen mit dem ganzen Blatt von der Pflanze ab. Wir haben diese Waffen der Rose als Stacheln bezeichnet und nicht als „Dornen“, weil in der botanischen Terminologie unter letzterem Namen nicht Hautgebilde, sondern ganze Glieder des Pflanzenkörpers, die zu Verteidigungszwecken umgestaltet sind, zusammengefaßt werden, also metamorphosierte Sprosse, Blätter oder Nebenblätter. Der botanischen Terminologie nach müßte somit das Sprichwort „Keine Rose ohne Stacheln“ lauten. Dornen lassen sich nicht so leicht wie Stacheln von der Oberfläche eines Pflanzenteils entfernen, weil sie weiter in seinem Innern ihren Ursprung nehmen und somit dort auch tiefer inseriert sind. Zudem erscheinen die Stacheln, als Emergenzen, regellos über die Pflanzenoberfläche zerstreut, während Dornen eine den Gliedern des Pflanzenkörpers, aus denen sie hervorgingen, entsprechend regelmäßige Verteilung zeigen.

Auswüchse,  
Emergenzen.

Wie die Haare und Emergenzen, die der Verteidigung dienen, müssen auch solche Haare und Emergenzen, die den Pflanzen beim Klettern helfen, oder Haftorgane, Flug- und Fühlapparate an ihnen darstellen, mehr oder weniger stark von deren Körper abstehen. In bestimmten Fällen läßt sich beobachten, daß Haare, die jugendlichen Pflanzenteilen angeschmiegt waren, um sie gegen zu starke Belichtung oder Ausdunstung zu schützen, an älteren Pflanzenteilen durch bestimmte Wachstumsvorgänge oder aus mechanischen Ursachen sich aufrichten. Kletterhaare pflegen meistens so eingerichtet zu sein, daß sie das Aufwärtswachsen der Pflanze, an der sie sich befinden, zwischen anderen Pflanzen, die ihr als Stütze dienen, nicht hindern, wohl aber das Hinabgleiten. So kommt es, daß man das als „Kleber“, auch wohl als „Teufelsdraht“ bekannte, lästige Unkraut, das kletternde Labkraut (*Galium aparine* L.) viel leichter aus seiner Umgebung befreien kann, wenn man es aufwärts, als wenn man es abwärts zieht. Seine stark verdickten, spitzen Haare sind eben alle sichelförmig nach unten gekrümmt. Die schlingende Hopfenpflanze ist mit zweischenkligen „Ankerhaaren“ ausgestattet, deren Schenkel in der Weise schräg gestellt sind, daß sie das Abwärtsgleiten erschweren. Den einzelligen Kletterhaaren der Loasazeen sitzen als Membranverdickungen wirksam ausgestattete, quirlig angeordnete Widerhaken auf. Auch die Stacheln unserer Rosen- und Brombeerarten dienen nicht allein als Waffen, sondern zudem als Kletterorgane und

Kletter-, Haft-,  
Flug-, Fühlhaare  
und Auswüchse.

zeigen demgemäß eine Abwärtskrümmung. Bei den „Hakenkletterern“ der Tropen sind es im allgemeinen nicht Stacheln, sondern Dornen, welche die entsprechende Aufgabe in mannigfaltiger Ausbildung erfüllen. Die Mannigfaltigkeit der Formen, die sich in der Ausbildung von widerhakenförmigen und krallenartigen Haftorganen äußert, wächst noch, wenn Früchte und Samen mit in Betracht gezogen werden. So ausgerüstete Früchte und Samen haften an Tieren fest, mit denen sie zufällig in Berührung kommen, und das fördert naturgemäß ihre Verbreitung auf Entfernung. Aus eigener Erfahrung wissen wir, wie schwer es oft ist, von solchen Gebilden unsere Kleider zu befreien, wenn sie an diesen sich

festsetzten. An Früchten können diese Haftorgane ansehnliche Größe erreichen und dann nicht rein epidermalen Ursprungs sein, sondern Emergenzen darstellen. Das gilt von den ankerförmigen Emergenzen, die den Früchten der Cynoglossen, „Hundszungen“, aufsitzen und über einen halben Millimeter lang werden. — Von den Haaren, die an Samen sich finden, haben für den Menschen die größte Bedeutung die Baumwollenhaare (Fig. 43) erlangt. Sie entspringen den Oberhautzellen der Samenschale von *Gossypium*arten, Pflanzen, die den Malvengewächsen angehören. Diese Haare sind einzellig, erreichen dessenungeachtet eine Länge bis 6 cm. An reifen Samen führen sie Luft, sind etwas abgeflacht und um ihre Achse gedreht. Ihre Wand ist ziemlich dick, sehr fest, dabei unverholzt und sehr biegsam, von einer zarten Kutikula umgeben. Die walnußgroße Fruchtkapsel springt bei der Reife klappig auf, und dann drängt sich die Wolle in Ballen aus ihr hervor. — Der Baumwollsaamen ist von solchen Haaren allseitig umhüllt. An anderen Samen bilden solche Haare Schöpfe oder Fallschirme. Bei den Kompositen sind es die sich nicht öffnenden, nur je einen Samen bergenden „Schließfrüchte“, die an ihrem Scheitel einen fallschirmartigen Apparat tragen, der es bewirkt, daß eine solche Frucht durch den Wind weithin verbreitet wird. Der Fallschirm der Kompositenfrüchte geht fast stets aus dem zum „Pappus“ umgestalteten Blütenkelch hervor und baut sich aus vielzelligen Borsten auf, die mit wenigzelligen bis einzelligen Haaren besetzt sind. Wie ein solcher Flugapparat wirkt, weiß man von seinen Kindesjahren her sich zu erinnern, als man sich bemühte, die sämtlichen Früchte aus einem Fruchtstand des Löwenzahns, der auch Kuhblume heißt (*Taraxacum officinale* Weber), auf einmal fortzublasen.

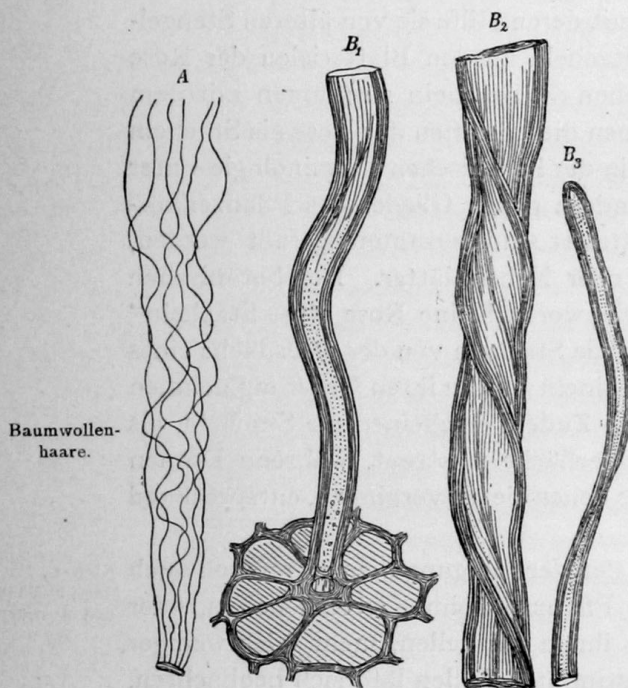


Fig. 43. Samenhaare der Baumwolle, *Gossypium herbaceum*. A ein Stück der Samenhaut mit Haaren, 3 mal vergrößert. B<sub>1</sub> Ansatzstelle und unterer Teil, B<sub>2</sub> mittlerer Teil, B<sub>3</sub> oberer Teil eines Haares, 300 mal vergrößert.

Fallschirme  
der Kompositen-  
früchte.

Der große Formenreichtum an Trichomen und Emergenzen, der uns bereits aufgefallen ist, wächst noch weiter, wenn wir uns zu den sezernierenden Gebilden dieser Art wenden. In den verschiedensten Pflanzenfamilien treten uns wasser-ausscheidende Trichome als aktive Hydathoden, in Gestalt mehrzelliger Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare entgegen. Ihre Zellen pflegen mit Inhalt dicht angefüllt zu sein. Nach der Fußzelle hin, mit der sie in der Epidermis stecken, konvergieren tiefer gelegene Gewebezellen oft in auffälliger Weise. Die Kutikula ist an solchen Haaren sehr dünn, um dem Wasser den Durchgang nicht zu erschweren, in manchen Fällen sogar siebartig durchlöchert. — An Knospenschuppen und jugendlichen Blattanlagen wird von ähnlichen Trichomen Schleim ausgesondert, der ein Schutzmittel gegen Austrocknung darstellt. Entsprechende Schleime bilden an den Vegetationspunkten von Wasserpflanzen ein Abwehrmittel gegen Tiere. — An solchen Landpflanzen, deren jugendliche Teile von besonderen, fest anschließenden Blattscheiden umhüllt sind, erleichtert der Schleim das Herausgleiten der sich entfaltenden Anlagen aus diesen. Die Menge des erzeugten Schleimes ist unter diesen Umständen oft recht bedeutend, wie man sich davon im besondern an sprossenden Knöterich- (*Polygonum*) oder Rhabarber- (*Rheum*) Arten überzeugen kann. — In Winterknospen pflegt der ausgeschiedene Schleim besonders reich an Harzen und ätherischen Ölen zu sein. Unter diesen an den freien Oberflächen der Pflanzen von Haaren ausgeschiedenen Stoffen sind oft Endprodukte des Stoffwechsels vertreten, die ein wirksames Schutzmittel gegen Tierfraß darstellen. Wir haben schon bei Besprechung der ätherischen Öle der giftigen Ausscheidung Erwähnung getan, die von den Drüsenhaaren mancher Primeln geliefert wird. Diese Haare (Fig. 44) bestehen aus einem in der Epidermis steckenden, einzelligen Fußstück, das sich in eine Reihe an Länge abnehmender Stielzellen fortsetzt, die in einem einzelligen, runden Köpfchen endigen. Dieses scheidet unter seiner Kutikula den gelben, stark lichtbrechenden, öligen Stoff aus. Durch ihn wird die Kutikula zunächst stark gedehnt und schließlich gesprengt. Ganz ebenso sind die Drüsenhaare gebaut, denen die Pelargonien ihren charakteristischen Duft verdanken. In anderen Fällen sehen wir die Köpfchen an den Drüsenhaaren mehrzellig oder vielzellig werden und entsprechend auch die Zellenzahl in ihren Stielen zunehmen. Wo „Drüsenschuppen“ vorliegen, hat sich das Köpfchen abgeflacht, dann auch nicht selten schüsselförmige Gestalt angenommen. Ein Beispiel für Drüsenschuppen, das besonders häufig genannt wird, bilden die Hopfendrüsen (Fig. 45), welche das Lupulin liefern, jenen harzigen Stoff, der dem Bier seinen bitteren Geschmack verleiht. Sie sitzen an den Deckblättern und Blütenhüllen der zapfenartigen,

Sezernierende  
Haare und  
Auswüchse.

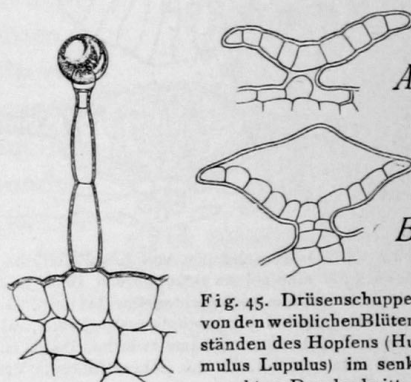


Fig. 44. Drüsenhaar vom Blattstiel der *Primula sinensis*, oben das Sekret. (Nach DE BARY.) Vergr. 142.

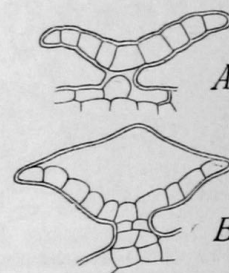


Fig. 45. Drüsenschuppen von den weiblichen Blütenständen des Hopfens (*Humulus lupulus*) im senkrechten Durchschnitt.

A Vor Beginn der Sekretbildung. B Die Kutikula durch das Sekret emporgehoben, das Sekret durch Alkohol entfernt. (Nach DE BARY.) Vergr. 142.

Primelhaare.

Hopfendrüsen.



Drüzenschuppen  
der Alpenrosen.

weiblichen Kätzchen, weshalb der Hopfen, da er getrenntgeschlechtlich ist, nur in weiblichen Individuen angebaut wird. Jede einzelne Hopfendrüse gleicht einer kleinen, kurzgestielten Schüssel. Sie ist nur eine Zellschicht stark. Die Sekretion des Lupulins erfolgt an der konkaven Oberseite der Schüssel unter der Kutikula und treibt diese stark blasig auf. Dem bloßen Auge erscheinen diese Drüsen alsdann wie gelbliche, den sie tragenden Blattgebilden anhaftende Körner. Kunstvoller noch sind die kreisförmigen Drüzenschuppen gebaut, die einzeln in Grübchen der Blattunterseite bei den Alpenrosen (*Rhododendron ferrugineum* L., *R. hirsutum* L., *R. intermedium* Tausch) stehen (Fig. 46). Sie werden von je 60 bis 80 radial angeordneten Zellen gebildet und stellen eine

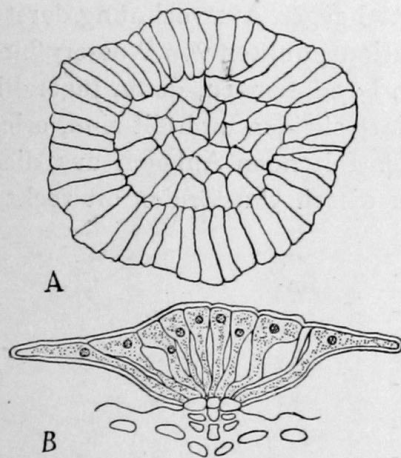


Fig. 46. Drüzenschuppen von *Rhododendron ferrugineum* L. A eine solche Schuppe von ihrer Außenseite. Vergr. 125. B im senkrechten Durchschnitt. Die Zellen der Schuppe sind mit protoplasmatischem Inhalt erfüllt. Die hell gelassenen Räume zwischen ihnen stellen die Interzellularen vor, die das Sekret führen. Vergr. 185.

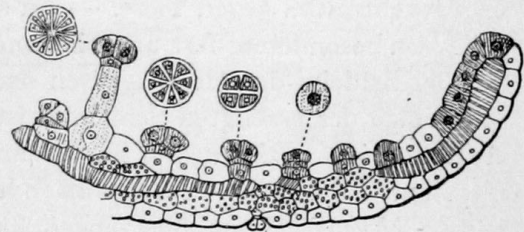


Fig. 47. Rand eines jungen, in Funktion getretenen Blattes von *Pinguicula vulgaris* L. im Querschnitt. Die drüsenartigen Randzellen sind dunkel gehalten. Weiter blatt einwärts folgen papillenartige Drüsenzellen, dann aus zwei Zellen bestehende Drüsengebilde. Diesen schließen sich Drüsen aus vier Köpfchenzellen an, dann ausgebildete Drüsen mit acht Köpfchenzellen und schließlich die gestielten Drüsen mit sechzehn Köpfchenzellen. Darüber die Köpfchen in Flächenansicht. Vergr. etwa 100. Nach C. A. FENNER.

außen plane, innen konvexe Linse dar, die ein kurzer Stiel trägt. Die Zellen dieser Drüse sondern zwischen sich in spaltenförmige Interzellularräume ein Gemenge von Harz und ätherischem Öl aus. An jungen Blättern erscheinen die Drüsen hellgelb, an älteren rostbraun. Ihr duftendes Sekret hatte den Alpenrosen einst den Namen Alpenbalsam verschafft. Bei Konrad Geßner heißen sie *Balsamum alpinum*. Der Balsam schützt sie vor Weidevieh; freilich nicht vor Ziegen, von denen es in C. Schroeters „Pflanzenleben der Alpen“ heißt, daß sie auch den giftigen Germer (*Veratrum*) und den bitteren Enzian nicht verschonen.

Verdauungs-  
drüsen.

— Es gibt auch Verdauungsdrüsen. Sie kommen jenen Pflanzen zu, die als Insektivoren bekannt sind und sich einer gewissen Berühmtheit erfreuen, seitdem Charles Darwins Untersuchungen\* die Aufmerksamkeit weiter Kreise auf sie lenkten. Zu den nicht eben zahlreichen Insektivoren unserer Flora gehört das Fettkraut (*Pinguicula vulgaris* L.), das auf der Oberseite seiner eine grundständige Rosette bildenden, länglich-elliptischen, fleischigen Blätter zweierlei Drüsen trägt (Fig. 47). Die einen sind gestielt, die andern sitzend. Der Stiel der ersteren stellt eine Zellreihe dar, die mit einem Köpfchen abschließt, das aus sechzehn, radial angeordneten Zellen besteht. Diese Köpfchen scheiden ein

Pinguicula.

klebriges Sekret aus, an welchem kleine Insekten sich fangen. Den sitzenden Drüsen kommt ein nur achtzelliges Köpfchen zu, auf dem man für gewöhnlich kein Sekret antrifft. Den Rand der Blattoberseite nehmen Reihen von Oberhautzellen ein, die sich durch ebensolchen Zytoplasmareichtum und nicht minder große Kerne wie die Köpfchenzellen der Drüsen auszeichnen und auch Sekret liefern. Die sitzenden Drüsen sind es, denen die Aufgabe der Verdauung zufällt. Sie beginnen erst zu sezernieren, wenn sie durch Berührung mit einem Insektenkörper dazu gereizt werden. In ihrem Sekret befindet sich ein Verdauungsenzym. Die schwache Einwärtskrümmung, die ein Pinguikulablatt an sich schon zeigt, wird infolge von Reizung bedeutend gesteigert. Auf solche Weise kommen die gefangenen Insekten mit einer großen Zahl von Drüsen in Berührung, außerdem wird verhindert, daß der Regen sie abspült. Haben die gestielten Drüsen ein Insekt gefangen, so nimmt die Ausscheidung des Sekrets aus ihnen ganz bedeutend zu. In diesem Sekret ersticken sie. Durch das Einrollen des Blattrandes kommen ihre Körper nun auch mit den sitzenden Drüsen in Berührung, und damit beginnt der chemische Prozeß. Das Sekret der sitzenden Drüsen enthält nicht nur ein verdauendes Enzym, das seiner Wirkung nach mit dem Pepsin unseres Magensaftes übereinstimmt, sondern auch einen antiseptisch wirkenden Stoff; es reagiert zudem, so wie es der Verdauungsvorgang verlangt, sauer. Die Absorption der verdauten Stoffe wird durch alle Drüsen besorgt. Schließlich bleiben von den gefangenen Insekten nur die leeren Chitinpanzer zurück. Das Blatt entrollt sich nach getaner Arbeit, es kann dies aber nur zwei bis drei Mal wiederholen, so daß für dauernden Ersatz älterer Blätter durch jüngere an den Pflanzen gesorgt werden muß. Auf den Blättern, die am Fang beteiligt waren, bilden die unverdauten Chitinpanzer kleine schwarze Flecke. — Zierlicher als das Fettkraut ist, wie es sein Name schon andeutet, der rundblättrige Sonnentau (*Drosera rotundifolia* L.), ein Pflänzchen, dessen Anblick uns stets von neuem erfreut, wenn wir ihm auf unseren Mooren oder torfigen Wiesen begegnen. Bei sonnigem Wetter glänzen an ihm stark lichtbrechende, an Stielen über seine Blattflächen emporgehobene Tröpfchen (Fig. 48) wie Edelsteine. Auch sie sind bestimmt, dem Tierfang zu dienen, denn *Drosera* gehört wie *Pinguicula* zu unseren Insektivoren. Darauf wurde schon 1782 der Bremenser Arzt A. W. Roth aufmerksam. Er stellte fest, daß, wenn ein kleines Tier auf die Blattfläche dieses Pflänzchens gelangt, seine Bemühungen davonzulaufen durch das in Fäden ausgezogene, klebrige Drüsensekret vereitelt werden; daß ferner durch die Bewegung der Tiere die Haare gereizt werden und sich einkrümmen, und daß schließlich eine Einkrümmung der ganzen Blattfläche, bei ganz kleinem Fang auch nur eines Teiles erfolgt. Es heißt dann bei A. W. Roth weiter:

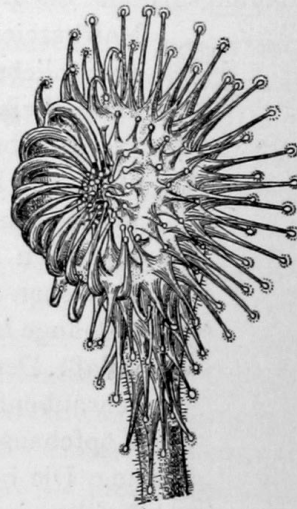


Fig. 48. Ein Blatt von *Drosera rotundifolia*, links mit teils einkrümmten Tentakeln, rechts mit ausgebreiteten Tentakeln, von oben gesehen. Vergr. 4.  
(Nach CH. DARWIN)

*Drosera.*

„Es ist gewiß, daß wir nicht mit Gewißheit entscheiden können, was der weise Schöpfer für Absichten gehabt habe, daß er diesen Pflanzen einen bestimmten Bau und reizbare Eigenschaften gab; indessen glaube ich doch, daß man nicht mit Unrecht annehmen könnte, daß der Bau und die Eigenschaften dieser Pflanzen dahin abzielen, um dadurch ihre Nahrung zur Erhaltung und Fortpflanzung ihrer Arten zu erhalten. Wir können ja nicht entscheiden, ob diese Pflanzen nicht vielleicht vor andern es besonders nach ihrem Bau bedürfen, tierische Stoffe zu ihrer Nahrung und Erhaltung zu haben.“ Die „Verdauungsdrüsen“ der *Drosera* sind nicht einfache Haare, vielmehr Emergenzen.

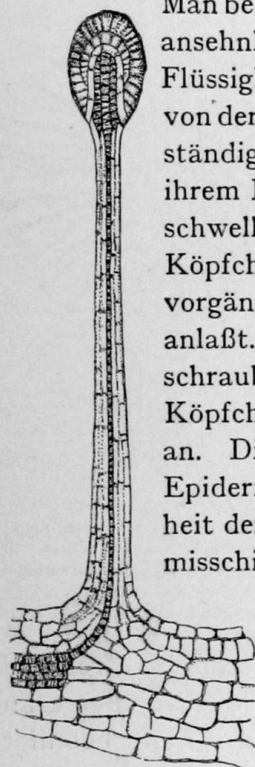


Fig. 49. Digestionsdrüsen von *Drosera rotundifolia*. Vergr. 60.

Man bezeichnet sie vielfach als „Fühler“ oder „Tentakeln“. Sie stellen ansehnliche Gebilde dar, die den Eindruck von Borsten mit einem Flüssigkeitstropfen an der Spitze machen (Fig. 49). Sie erheben sich von der Oberseite der runden Spreiten, die langgestielt zu einer grundständigen Blattrosette vereinigt sind. Von der Mitte der Spreite nach ihrem Rande hin nimmt die Höhe der Verdauungsdrüsen zu. Auch schwellen sie alle an ihrem oberen Ende zu einem keulenförmigen Köpfchen an. Die Anschwellung wird vornehmlich durch Teilungsvorgänge in der Oberhaut, die dort drei Zellschichten aufweist, veranlaßt. Der Stil der Drüsen zeigt sich von einer Reihe wasserleitender, schraubenförmig verdickter Tracheiden durchzogen. Innerhalb des Köpfchens schwellen diese Tracheiden zu einer Tracheidengruppe an. Die beiden äußeren Zellschichten der das Köpfchen deckenden Epidermis führen intensiv roten Zellsaft, der dazu beiträgt, die Schönheit der Blätter noch weiter zu steigern. Von der äußersten Epidermisschicht des Köpfchens wird die schleimig-klebrige, sauer reagierende Flüssigkeit durch eine sehr durchlässige Kutikula nach

außen sezerniert. Sie wächst zu einem ziemlich großen Tropfen an, der selbst bei der größten Sonnenhitze nicht verschwindet. Der Lichtglanz der Tropfen lockt kleine Insekten an, die an diesem Tropfen kleben bleiben. Durch seine Versuche, sich zu befreien, vermehrt jedes gefangene Insekt den auf die Drüsen ausgeübten Reiz, wodurch die Sekretion noch zunimmt. Der Reiz pflanzt sich vom Köpfchen zur Basis

der Drüsen fort. Die Drüsenstiele krümmen sich (Fig. 48) und lagern das Tierchen der Spreite auf, die ihrerseits konkav wird. In dem Sekret erstickt das Tierchen und wird dann durch das eiweißlösende Enzym, das sich in dem Sekret einfindet, verdaut. Die Drüsen resorbieren die entstandenen Produkte. Wird auf die Verdauungsdrüsen ein Reiz nur mechanischer Art, etwa durch Glassplitter oder Sandkörner, ausgeübt, so löst er zwar auch vorübergehend erhöhte Schleimsekretion und Krümmungsvorgänge aus, vermag aber nicht die Ausscheidung des Enzyms zu veranlassen. Für letzteren Vorgang ist ein chemischer Reiz nötig, wie er von solchen Körpern ausgeht, die verdaut werden können. Da das Wurzelsystem bei unseren einheimischen *Drosera*-arten sehr schwach entwickelt ist, und man sie in Mooren oft nur locker, mächtigen Torf-



moospolstern aufsitzen sieht, so begreift man wohl, daß ein Zuwachs an stickstoffhaltiger Nahrung, den sie durch Tierfang sich verschaffen, ihnen von Nutzen sein kann. Unter andern Verhältnissen gelingt es aber, Insektivoren auch ohne tierische Nahrung zu gedeihlicher Entwicklung zu bringen. Da wundert man sich wohl, daß bei so begrenztem Vorteil derartig komplizierte Einrichtungen zustande kommen konnten. Man darf doch nicht annehmen, daß man es auch in der Pflanzenwelt mit Feinschmeckern zu tun habe, die keine Anstrengungen scheuten, um Leckerbissen zu erlangen. — Zu drüsenartigen Emergenzen, denen eine ganz eigenartige Aufgabe zugefallen ist, gehören auch die sogenannten „Beltschen Körperchen“, die bestimmten, zentralamerikanischen Arten der Gattung *Acacia*, die zu den sogenannten Ameisenpflanzen zählen, eigen sind. *Acacia sphaerocephala* Willd., ein kleiner Strauch mit großen, doppeltgefederten Blättern und köpfchenförmigen Blütenständen, weist solche Körperchen an den Enden ihrer Blättchen als birnförmige, orange-gelbe Gebilde auf. Sie bestehen aus zartwandigen Zellen, die mit Eiweißstoffen und fettem Öl erfüllt sind, und werden, ähnlich wie die Verdauungsdrüsen von *Drosera*, von einem zarten Gefäßbündel durchzogen. Eine bissige Ameisenart weidet diese nahrhaften Gebilde ab, zudem stellt ihr die Pflanze auch noch besondere Wohnräume zur Verfügung. Als solche dienen ihnen die großen, hohlen Dornen, die am Grunde der Blätter stehen und metamorphosierte Nebenblätter darstellen. Die Ameisen bohren sich eine Eingangsöffnung in der Nähe der Spitze dieser Dornen, um deren Höhlungen zu beziehen. Sie zahlen aber der Pflanze die ihnen erwiesene Wohltat dadurch ab, daß sie schädliche Tiere von ihr fernhalten.

Beltsche  
Körperchen.

Es gibt des weiteren auch epidermale Bildungen an den Pflanzen, die nicht einer mit irgend welcher Ausscheidung verbundenen Aufgabe, vielmehr umgekehrt der Absorption dienen. Daß die Wurzelhaare eine solche Leistung in vollendeter Weise vollziehen, wissen wir bereits, und sie erschien uns an Wurzeln fast als selbstverständlich. Es überrascht uns vielleicht aber, ähnlichen Funktionen auch an Haaren zu begegnen, die sich auf oberirdischen Pflanzenteilen befinden. In Wirklichkeit stellen sie aber an der Oberhaut eine durchaus nicht isolierte Leistung dar. So nehmen die Moose alles Wasser, dessen sie bedürfen, nur mit ihrer der Luft ausgesetzten Oberfläche auf. Sie trocknen bei Wassermangel ganz aus und führen ein latentes Leben bis zu dem Augenblick, wenn ein neuer Regen sie belebt. Und dasselbe leisten, freilich nur in begrenzter Zahl, selbst noch manche Pflanzenarten, die zu der obersten Abteilung der farnähnlichen Gewächse, zu den Bärlapppflanzen (*Lycopodineen*) gehören, so die mexikanische *Selaginella lepidophylla* Spring., die deshalb Auferstehungspflanze heißt, und verschiedene terrestrische Arten von Brachsenkraut (*Isoetes*), die das Mittelmeergebiet bewohnen. Doch auch sonst sind welkende Pflanzen, soweit ihre Epidermis nicht zu stark verdickt und kutinisiert ist, imstande, Wasser mit ihrer Oberfläche aufzunehmen, vorausgesetzt freilich, daß ihre Kutikula durch Wasser benetzbar ist. Eine geregelte Wasseraufnahme durch die oberirdischen Teile höher organisierter Gewächse verlangt aber besondere Einrichtungen. Spaltöffnungsapparate, die dem Gasaustausch dienen, werden hierzu niemals

Wasseraufnahme  
durch Oberhaut-  
Haare und Aus-  
wüchse.

Wasseraufnahme  
durch  
Wurzelhaare.

Wasseraufnahme  
mit der Oberhaut.

Wasseraufnahme  
durch Hydatho-  
den und Fußzellen  
der Haare.

Saugschuppen.

verwendet, hingegen wohl Hydathoden, die unter solchen Umständen, statt Wasser auszuschcheiden, dieses aufnehmen. Außerdem sind die lebendigen Fußzellen der in ihren sonstigen Teilen abgestorbenen und als Lichtschirm fungierenden oder die Verdunstung herabsetzenden Haare oft befähigt, Wasser bei Bedarf aufzusaugen. Auf Wasseraufnahme eingerichtete Haare von sehr verschiedenem Bau kommen den Wüstenpflanzen zu, mit der Aufgabe, jeden Taupfropfen sofort aufzusaugen und ihn in das Innere der Pflanze zu leiten. Die vollkommenste Einrichtung dieser Art weisen aber die „Saugschuppen“ der epiphytisch auf anderen Pflanzen lebenden Vertreter der Ananasgewächse (*Bromeliaceen*) auf. Die Mehrzahl dieser Pflanzen besitzt rosettenartige Laubsprosse, deren steife Blätter unterwärts löffelartig erweitert sind und dort derartig zusammenschließen, daß eine wasserdichte Zisterne entsteht, in der sich Regenwasser sammelt. In den Urwäldern des tropischen Amerika fand A. F. W. Schimper oft ein ganzes Liter Flüssigkeit in solchen Behältern vor. Sie enthielten zudem allerhand Detritus mineralischen, vegetabilischen und tierischen Ursprungs, der, wie das üppige Aussehen der Pflanzen zeigte, eine kräftige Nahrungsquelle für sie darstellte. Die Aufnahme des Wassers und der darin gelösten Stoffe erfolgt durch die zuvor genannten, schildförmigen Schuppen, die namentlich an dem verbreiterten, gewöhnlich unter Wasser befindlichen Grunde der Blätter sitzen. Ist kein Wasser vorhanden, so führen die Schuppen Luft. Jeder Wassertropfen wird von ihnen aber sofort eingesogen und durch die Tätigkeit plasmareicher Basalzellen dem Blattinnern zugeführt. Diese plasmareichen Zellen bilden den Stiel des Schildes, der selbst aus abgestorbenen Zellen besteht. Die Zellwände seiner Randzellen laufen in einen membranösen, radialgerippten Saum aus. Eine Kutinisierung der Außenwände des Schildes unterbleibt, und selbst die Kutikula, von der sie bedeckt sind, ist äußerst zart oder ganz aufgelöst. Der Schild ändert bei der Benetzung seine Farbe von weißlich grau zu grün, indem sich seine Zellen mit Wasser füllen. Im trockenen Zustande schmiegt er sich der Blattfläche dicht an und deckt und schützt so die lebenden Zellen seines Stieles vor Verdunstung. Man begreift es, daß bei dieser Art der Ausstattung solche tropische Bromeliaceen ohne wasseraufnehmende Wurzeln auskommen können. Sie sind nur durch Haftwurzeln, d. h. der Befestigung dienende Wurzeln an ihre Unterlage fixiert. Das extremste Verhalten unter diesen eigenartigen Gewächsen zeigt *Tillandsia usneoides* L. Dieser merkwürdigste aller Epiphyten, wie ihn A. F. W. Schimper nennt, überzieht im tropischen und subtropischen Amerika die Bäume mit silbergrauen, über meterlangen, fadendünnen Sprossen, in ganz ähnlicher Weise, wie es bei uns die Bartflechte (*Usnea barbata* Fr.) tut. Nur in der Jugend ist diese *Tillandsia* durch schwache Wurzeln an der Baumrinde befestigt. Dann vertrocknen ihre Wurzeln, und sie hängt frei in die Luft von den Zweigen hinab, die sie umwunden hat. Die Saugschuppen, mit denen sie bedeckt ist, ermöglichen ihr eine solche Lebensweise. Sie wird besonders durch Vögel verbreitet, die sich ihrer gern zum Nestbau bedienen.

Zu den mannigfaltigen Leistungen, die für Trichome und epidermale Emergenzen im Pflanzenreich schon bekannt waren, gesellt sich der Nachweis, den

besonders G. Haberlandt\* neuerdings zu erbringen sucht, daß diese Gebilde in bestimmten Fällen auch Organe des Empfangs für mechanische Reize sind. Fühltüpfel waren uns bereits in der Oberhaut reizbarer Ranken entgegengetreten. Nunmehr handelt es sich um besondere, nach außen vorgestreckte Reizempfänger, deren Bau mannigfache Verschiedenheiten zeigt. Im einfachsten Falle sind es nur kleine, warzenförmige Vorstülpungen aus der Mitte der Oberhautzellen, ausgezeichnet dadurch, daß die Zellwand über ihnen sehr dünn ist. So findet man sie an den Staubfäden des in Gärten oft kultivierten großblütigen Portulaks (*Portulaca grandiflora* Hook), Staubfäden, die sich nach der gereizten Seite hin krümmen, wenn man sie berührt. — Bei den ebenfalls reizbaren Staubblättern des Sauerdorns (*Berberis vulgaris* L.) wölben sich die Oberhautzellen an ihren ganzen, freien Außenflächen kegelförmig als Papillen vor. Die Wand der Papillen ist ziemlich dick; dafür sind diese Papillen im Umkreis an ihrer Basis wie auf einem Scharnier befestigt. Es ist das eine verdünnte Stelle der Wand, die an die Scharniere der Spaltöffnungsapparate erinnert. Da Zytoplasma diese verdünnte Stelle der Wand ausfüllt, so wird es jeden auf die Papille ausgeübten Druck sehr stark empfinden. Nur die Oberseite der flach in der Blüte ausgebreiteten Staubblätter ist reizbar, und sie trägt auch allein die Papillen. Von der Wirkung der Berührung kann sich jeder im Frühjahr überzeugen, wenn eine Berberisart in seinem Garten oder sonstwo an einer Hecke blüht. Tupft er die Oberseite eines Staubblattes in halber Länge etwas an, so verkürzt dieses sich dort plötzlich und schlägt nach innen, so daß seine Staubbeutel neben die Narbe des Fruchtknotens zu liegen kommen. Der Blütenstaub wird dann aber nicht auf die Narbe des Fruchtknotens befördert. Wohl aber gelangt er auf den Kopf oder den Rüssel eines die Blüte besuchenden Insektes, das nach Nektar spähend die Bewegung eines Staubblattes auslöste. Fliegt das Insekt nun zu einer andern Blüte der Berberitze, so berührt es dort mit derselben Stelle seines Körpers, welche zuvor den Blütenstaub aufnahm, die Narbe und vermittelt so die Fremdbestäubung. — Den ebenfalls reizbaren Staubblättern der Cynareen, etwa der Wiesenflockenblume (*Centaurea jacea* L.) oder der Kornblume (*Centaurea cyanus* L.), entspringen im mittleren Drittel ihrer Höhe ansehnliche Haare, die aus zwei der Länge nach verbundenen Zellen bestehen. Jedes Haar entstammt zwei in der Längsrichtung aufeinanderfolgenden Oberhautzellen des Staubblattes, und die Längswand des Haares bildet auch die Trennungswand der es tragenden Zellen. Die Protoplasten der Tragzellen setzen sich somit direkt in die Haarzellen fort. Berührt man letztere, so pflanzt sich der Reiz direkt auf die Unterlage fort, was eine Krümmungsbewegung des Staubblattes veranlaßt. Auch diese Bewegung steht im Dienste der Bestäubung und wird durch Insekten bewirkt, die ihren Rüssel in die Blüten versenken, um Nektar zu saugen. — Als vielzellige Gebilde, an deren Aufbau nicht die Epidermis allein, sondern auch das tieferliegende Gewebe beteiligt ist, somit als Emergenzen, treten uns die Fühlborsten entgegen, die auf den muschelförmigen Blättern der Venus-Fliegenfalle (*Dionaea muscipula* L.) schon dem bloßen Auge durch ihre Größe Eindruck machen. Werden diese Borsten berührt, so klappt das Blatt



in seiner Mittellinie plötzlich zusammen. Diese Bewegung dient dem Insektenfang; denn in *Dionaea muscipula* lernen wir ein weiteres Beispiel einer fleischfressenden Pflanze kennen, die mit besonderen Einrichtungen zur Erlangung ihrer Beute ausgestattet ist. Das hat uns diesen Bewohner moosiger Gründe Nord- und Südkarolinas interessant gemacht und veranlaßt, daß er zu einer verbreiteten Erscheinung in unseren Gewächshäusern wurde. Die Gattung *Dionaea* zählt wie *Drosera* zu den Sonnentaugewächsen, wie denn Vertreter dieser Familie sich auch sonst noch verschiedentlich auf Tierfang eingerichtet haben. Das Zusammenklappen der wie die beiden Schalen einer Muschel gestalteten Spreitenhälften eines *Dionaeablattes*, das man berührt hat, stellt eine zu auffällige Erscheinung dar, als daß es lange unbemerkt hätte bleiben können. So kommt es, daß die älteste Angabe über Insektivoren auf dieses Pflänzchen

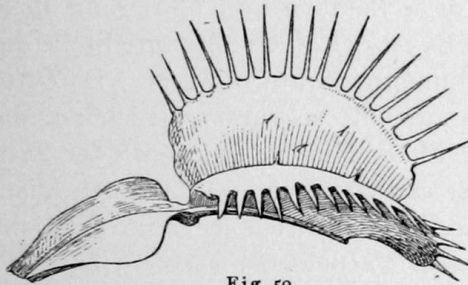


Fig. 50.

Ein Blatt der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*). Auf der inneren Blattfläche die empfindlichen Borsten, deren Berührung ein plötzliches Zusammenklappen der beiden Blatthälften bewirkt. Der schraffierte Teil der Innenfläche dicht mit Verdauungsdrüsen besetzt. (Nach DARWIN.) 4fach. Vergr.

sich bezieht. Sie findet sich in einem Briefe, den John Ellis am 23. September 1769 aus London an Linné schrieb. Er fügte eine Abbildung nebst einigen getrockneten Blättern und Blumen bei und bemerkte dazu: „Die Pflanze . . . gibt zu erkennen, daß die Natur vielleicht einiges Absehen auf ihre Ernährung bei der Bildung ihrer Blätter gehabt haben möge. Der obere Teil derselben stellt ein Werkzeug zum Fange einer Art Nahrungsmittel vor, auf deren Mitte die Lockspeise für das unglückliche, zum Raube aus-

ersehene Insekt lieget. Viele kleine, rote Drüsen, die die oberen Flächen des Blattes bedecken und einen vielleicht süßen Saft ausschwitzen, locken das Tierchen, an demselben zu kosten; in dem Augenblicke, da dessen Füße diese zarten Teile berühren, werden die zween Lappen des Blattes durch den Reiz in Bewegung gesetzt, schlagen einwärts zusammen, fassen das Tierchen, legen die Stacheln am Rande ineinander und drücken das Tierchen tot.“ — Auf der Oberseite jeder der beiden Spreitenhälften des *Dionaeablattes* (Fig. 50) stehen drei der zuvor genannten Fühlborsten. Sie stellen die reizbarsten Organe des Blattes dar, und ihre Berührung ist es für gewöhnlich, die das Zusammenklappen der beiden Spreitenhälften bewirkt, wobei die spitzen Zähne, welche diese Spreitenhälften an ihren Rändern tragen, zwischeneinander greifen. Die Pflanze ist auf den Fang größerer Tiere eingerichtet. In unseren Gewächshäusern fallen ihr meist Spinnen und Kellerrasseln zum Opfer. Diese werden von den zusammenschließenden Spreithälften sofort festgehalten, während es kleineren Tieren öfters gelingt, dann noch zu entweichen. Der Bau der Fühlborsten ist ein solcher, daß sich vier Abschnitte an ihnen unterscheiden lassen. Der obere Abschnitt hat spitzkegelförmige Gestalt, er wird von langgestreckten, mäßig verdickten Zellen gebildet. Auf ihn folgt abwärts eine Gewebeschicht aus quer-tafelförmigen Zellen mit mehr oder weniger verkorkten Wänden. An diese Gewebeschicht schließt das eigentlich reizbare Gelenk an, dessen Zellen sich

durch reicheren zytoplasmatischen Inhalt und zentrale Kerne auszeichnen. Der unterste Abschnitt der Fühlborste wird durch ein Postament aus isodiametrischen, inhaltsärmeren Zellen gebildet. Der obere Abschnitt der Fühlborste wirkt als Hebelarm, er stellt den „Stimulator“ dar, der die Wirkung der Berührung auf das reizbare Gelenk der Fühlborste entsprechend verstärkt überträgt. Durch jede Berührung der Fühlborsten wird die Verschlussbewegung der Spreite ausgelöst. Der Verschluss hält aber nur an, wenn ein verdaulicher Körper zwischen den Spreitenhälften sich befindet. Einem solchen schmiegt sich die Spreite genau an und vollzieht seine Verdauung mit Hilfe eines Sekrets, das von Drüsen ausgeschieden wird, welche die Oberhaut trägt. Diese Drüsen bilden für das bloße Auge rote Punkte auf der Blattoberfläche; in ihrem Bau nähern sie sich den sitzenden Drüsen, die wir beim Fettkraut kennen lernten. Die Chemie des Verdauungsvorgangs ist die nämliche wie bei andern Insektivoren. Nach dem Fang eines größeren Tieres kann die Ausscheidung so stark werden, daß das Sekret in Tropfen aus der Spreite herausfließt. Ein Blatt, das den Fang vollführte, bleibt wochenlang geschlossen. Öffnet es sich endlich, so ist es zunächst nicht reizbar. Es muß sich erst von der geleisteten Arbeit erholen, vermag sie übrigens im besten Falle nur noch ein- oder zweimal auszuführen.

Wir sahen uns im Vorausgehenden veranlaßt, auf den mannigfaltigen Bau und die vielseitigen Funktionen pflanzlicher Oberhautgebilde näher einzugehen. Das sollte uns zeigen, zu wie hohen physiologischen Leistungen auch das pflanzliche Protoplasma emporzusteigen vermochte. Wären die lebenden, pflanzlichen Protoplasten nicht durch leblose Wände voneinander getrennt und ihr Zusammenwirken sowie auch die Fortleitung von Reizen auf Entfernung dadurch erschwert, so hätte die Pflanze in ihren Gesamtfunktionen nicht hinter dem Tierreich zurückzubleiben gebraucht.

Mannigfaltigkeit  
der epidermalen  
Leistungen.

Eine aus dem südlichen Sibirien stammende Pflanze, die sich bei uns eingebürgert hat und nicht selten auf Gartenland zum lästigen Unkraut wird, das kleinblättrige Springkraut (*Impatiens parviflora* DC.), ist so durchscheinend in allen ihren Teilen, daß ich sie gern als Demonstrationsobjekt für Gefäßbündelverlauf und Gefäßbündelverteilung benutze. Schon wenige Wochen nach der Keimung ist dieses schlanke Gewächs annähernd ausgewachsen, und nach einigen weiteren Wochen beginnt es zu blühen und zu fruchten, und dann werden uns auch seine Früchte lehrreich, da sie bei der Berührung aufspringen und ihre Samen fortschleudern. Für unsere Gefäßbündelvorführung reißen wir noch junge Pflanzen aus dem Boden, durchschneiden sie quer, dicht über ihrer Pfahlwurzel, und setzen sie in Wasser ein, das wir durch Zusatz von Eosin rot färbten. Die Gefäßbündel, welche zuvor schon als longitudinal verlaufende Streifen innerhalb des Stengelgewebes zu erkennen waren, treten alsbald als rote Fäden noch deutlicher vor. Ihre Färbung steigt rasch zu den oberen Teilen des Stengels empor, zugleich geht sie seitlich auf die Blätter über, so daß nach einiger Zeit auch deren gesamtes Gefäßbündelnetz rot erscheint. So haben wir ein Bild vor Augen, das uns über den Zusammenhang der Gefäßbündel im

Gefäßbündel.

Farbstoffaufstieg.

Pflanzenkörper belehrt und weiter beweist, daß die Wasserleitung zu den Aufgaben dieser Gefäßbündel gehört. Unter natürlichen Verhältnissen würde das durch die Wurzel aus dem Boden aufgenommene Wasser durch deren Gefäßbündel den Gefäßbündeln des Stengels und von diesen den Gefäßbündeln der Blätter übermittelt werden, um aus letzteren in die umgebenden Blattzellen zu gelangen, und schließlich in Dampfform durch die Spaltöffnungen in die Atmosphäre zu entweichen. Nur das Wasser als solches würde dort aber verdunsten,

die Salze des Bodens, die es in Lösung führte, hingegen in den Blättern verbleiben, um in ihnen verarbeitet zu werden.

Die Leitung des Wassers ist nicht die einzige Aufgabe, welcher die Gefäßbündel in der Pflanze obliegen. Daserfährt man bald beim Studium ihres Baues. Dieser ist ziemlich kompliziert, so daß es gilt, sich nach geeigneten Objekten für die erste Orientierung umzusehen. Man wählt als günstiges Beispiel meist den Stengel einer Maispflanze (*Zea mays* L.) aus und untersucht ihn, bei entsprechend starker Vergrößerung an Querschnitten. Da erscheinen die querdurchschnittenen Gefäßbündel (Fig. 51) als elliptische

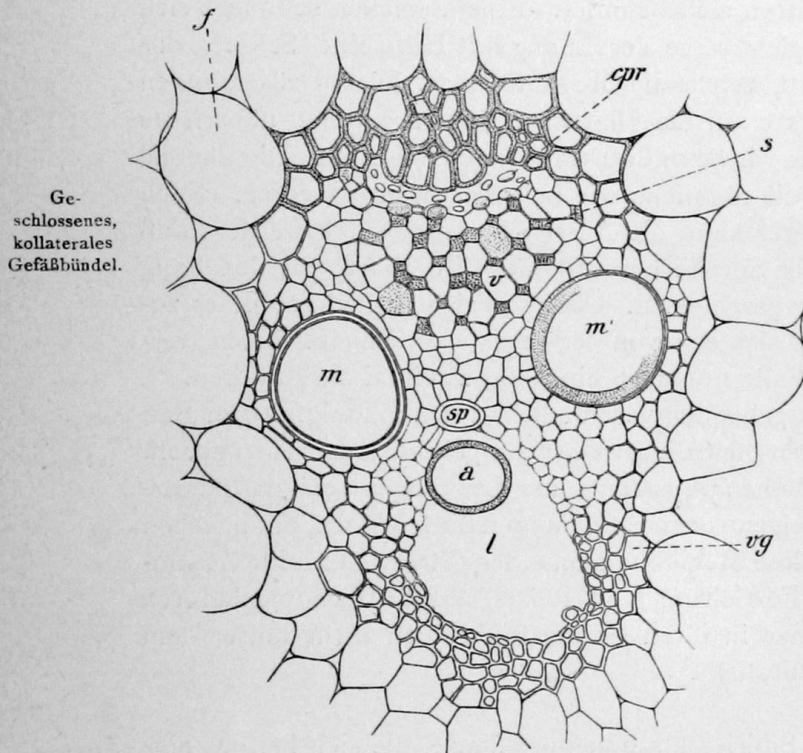


Fig. 51. Querschnitt durch ein Gefäßbündel aus dem Internodium des Stengels von *Zea mays*. *a* Ring einer Ringtracheide, *sp* Schraubentracheide, *m* und *m'* behöft getüpfelte Gefäße, *v* Siebröhre, *s* Geleitzelle, *cpr* zerdrückte Kribralprimanen, *l* Interzellulargang, *vg* Scheide. Vergr. 580.

sche Gewebeverbände von besonderem Bau in das weit größerzellige Grundgewebe eingebettet. Es handelt sich beim Mais um eine monokotyle Pflanze, und diese Gewächse sind fast allgemein durch eine „zerstreute“ Gefäßbündelverteilung ausgezeichnet. Daher trifft man die Querschnitte der Gefäßbündel überall im Bilde an. In jedem Gefäßbündelquerschnitt ist die dem Stengelinnern zugewandte Hälfte in ihrem Bau von der nach außen gekehrten deutlich verschieden. Die innere Hälfte ist es, welche der Wasserleitung dient, doch nicht mit allen ihren Formelementen, vielmehr nur jenen, welche für diese Aufgabe eingerichtet sind, mit den uns schon bekannten Tracheiden und Tracheen. Am meisten fallen die zwei großen Tracheen, d. h. die Gefäße (*m* und *m'*) auf, die wie zwei weite, runde Öffnungen die Seiten des Gefäßbündels einnehmen. Engere Gefäße und Tracheiden (*sp*) sind nach dem Innenrande zu in der Mediane des Gefäßbündels zu unterscheiden, meist auch eine Lücke (*l*), die den Querschnitt eines Kanals darstellt,



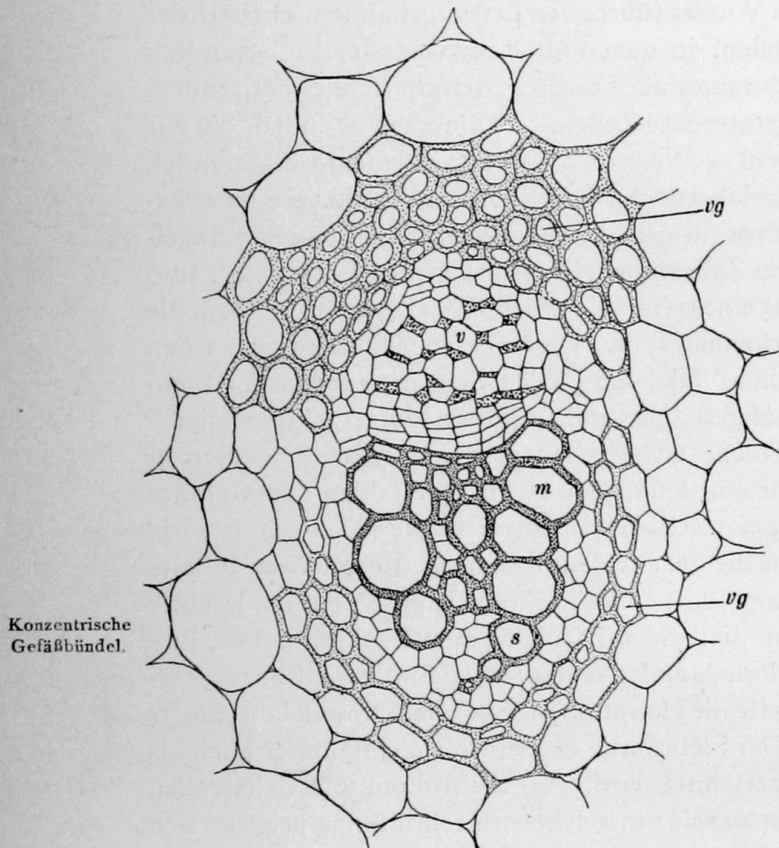
der durch Zerstörung von Gewebe entstanden ist. In diesen Kanal ragen Schraubenbänder und Ringe (*a*) als Reste zerrissener Gefäßtracheiden hinein. Das waren die ersten, engen Wasserbahnen, die das junge, noch in Streckung befindliche Gefäßbündel fertigstellte, und welche die wachsenden Pflanzenteile versorgten, um späterhin neuen, weiteren Bahnen diese Aufgabe zu überlassen. Die im Dienst der Wasserleitung stehende, dem Stengelinnern zugekehrte Hälfte eines solchen Gefäßbündels wird als sein „Gefäßteil“ oder „Vasalteil“ unterschieden. Außer den toten, nur noch Wasser führenden Leitungsbahnen, enthält der Gefäßteil stets noch lebende Zellen, in denen oft Reservestoffe, im besondern Stärke anzutreffen sind, und die man als Vasalparenchym bezeichnet, zudem noch häufig prosenchymatisch gestreckte Zellen, mit dickeren Wänden, die zur Festigung des Vasalteils beitragen. — Weiter nach außen in jedem Gefäßbündel, in jener Hälfte, die es der Stengeloberfläche zukehrt, tritt eine hellere Gewebepartie deutlich umschrieben hervor, in der weitere Zellräume mit engeren regelmäßig abwechseln. Die weiteren Zellräume (*v*) entsprechen „Siebröhren“, und nicht selten wird der Querschnitt eine terminale „Siebplatte“ gestreift haben, die dann ihre feine Punktierung erkennen läßt. Die engeren Zellen zwischen den Siebröhren sind ihre „Geleitzellen“ (*s*). Sie stellen Schwesterzellen der Siebröhrenglieder dar, die durch Längsteilung gemeinsamer Mutterzellen zugleich mit ihnen erzeugt wurden. Solche Geleitzellen sind nur den angiospermen Pflanzen, also den Monokotylen und Dikotylen eigen. Sie fehlen den Gymnospermen und den farnähnlichen Gewächsen. In einem solchen Querschnitt, wie wir ihn vor Augen haben, fallen die Geleitzellen durch die Menge ihres Inhalts auf. Sie sind mit Zytoplasma angefüllt, zudem führen sie große Kerne, letztere im Gegensatz zu den Siebröhren, die, wie wir früher schon erfahren haben, ihre Kerne rasch einbüßen. Wir stellten damals bereits fest, daß die Siebröhren vornehmlich Eiweiß leiten. Das dürfte die Hauptaufgabe des Gefäßbündelabschnitts sein, der uns hier beschäftigt. Der Siebröhren entbehrt er nie, daher er auch als „Siebteil“ oder „Kribralteil“ bezeichnet wird. Auf Siebröhren und Geleitzellen braucht er aber nicht beschränkt zu sein; in solcher Einschränkung zeigt er sich nur bei den meisten Monokotyledonen sowie bei Vertretern der Reihe der *Ranales*, zu denen die Seerosen (*Nymphaeaceen*) und Hahnenfußgewächse (*Ranunculaceen*) gehören unter den Dikotyledonen; in sonstigen Fällen sind auch parenchymatische Zellen, also „Siebteil-“ oder „Kribralparenchym“ in ihm vertreten und in bestimmten Fällen auch mechanische Formelemente. Solche Gefäßbündel, wie sie der von uns untersuchte Mais und andere Monokotylen führen, heißen „kollaterale“, weil Gefäßteil und Siebteil sich nur einseitig berühren. Mit solchen Gefäßbündeln sind auch die Dikotylen und der größte Teil der Gymnospermen ausgestattet. Bei alledem besteht ein sehr wichtiger Unterschied in dem Verhalten der Gefäßbündel dieser letzteren und jener der Monokotylen, ein Unterschied, den wir bereits einmal berührt haben. Wir stellten damals fest, daß jene meristematischen Gefäßbündelanlagen in der Nähe der Vegetationspunkte, die man als „Prokambiumstränge“ bezeichnet, entweder vollständig in der Bildung des Gefäßbündels aufgebraucht werden oder einen meristematischen Gewebe-

Offene,  
kollaterale Gefäßbündel.

streifen behalten und damit auch die Möglichkeit weiterer Fortentwicklung. Die Gefäßbündel der Monokotylen, so wie wir sie beim Mais kennen gelernt haben, sind ohne solche Bildungsgewebe und heißen daher „geschlossen“. In den Gefäßbündeln der Dikotylen und Gymnospermen ist hingegen zwischen dem Gefäßteil und dem Siebteil eine solche Gewebeschicht vorhanden (Fig. 52c), diese Gefäßbündel heißen daher „offen“. Bei der Untersuchung von Stengelquerschnitten durch krautartige Dikotylen (Fig. 52) oder durch jüngste Sprosse von Nadel-

hölzern, die den Gymnospermen angehören, würden wir in jedem Gefäßbündel seine beiden Hälften als Gefäßteil und Siebteil wiedererkennen, so verschieden uns auch ihre Zusammensetzung nach den ihnen zukommenden Geweben im einzelnen erscheinen könnte. Den Gefäßteil fänden wir stets nach innen, den Siebteil nach außen orientiert. Im Gegensatz zu den Monokotylen hätten wir aber nicht über das Gesamtbild zerstreute, sondern zu einem Kreise angeordnete Gefäßbündel vor Augen.

Wesentlich anders wie die Querschnitte kollateraler Gefäßbündel sehen jene aus, die uns die meisten Farnkräuter zeigen würden. Da hätten wir es mit „konzentrisch“ gebauten Gefäßbündeln zu tun. Der Gefäßteil, der sich durch die weiten Lumina seiner gefäß-



Konzentrische Gefäßbündel.

Fig. 52. Querschnitt durch das Gefäßbündel eines Ausläufers von *Ranunculus repens*. *s* Schraubentracheiden, *m* behöft getüpfelte Gefäße, *c* Kambium, *v* Siebröhren, *vg* Scheide. Vergr. 180.

artigen Tracheiden auszeichnet, ist vom Siebteil umgeben, in welchem die Siebröhren mit ihren weißen, stärker das Licht brechenden Wänden deutlich hervortreten.

Getrennte Gefäß- und Siebstränge.

Die Vereinigung des Gefäß- und Siebteils zu Gefäßbündelsträngen ist eine ganz allgemeine Einrichtung, die sich ersichtlich bewährt hat. Tatsächlich handelt es sich aber um verschiedene Leitungsbahnen, die aneinander gefügt sind, wie das der Umstand lehrt, daß sie auch getrennt verlaufen können. In Stengeln, die nach Orten führen, deren Eiweißbedarf besonders groß ist, vor allem zu Blüten- und Fruchtständen, trifft man vielfach außer den kollateralen Gefäßbündeln auch Stränge an, die nur aus Siebröhren und Geleitzellen bestehen. In allen Wurzeln sind Gefäß- und Siebteile voneinander getrennt und laufen als selbständige Stränge nebeneinander fort.

In den Blättern kehren die Gefäßbündel ihren Gefäßteil der Oberseite, ihren Siebteil der Unterseite zu. In dem Maße, als sie sich in der Blattspreite verzweigen, werden sie dünner, und es vereinfacht sich ihr Bau. Die Zahl der Formelemente nimmt im Gefäßteil und im Siebteil ab, und zugleich sinkt ihr Durchmesser. Schließlich setzen nur noch kurze, schraubenförmig verdickte Tracheiden das Gefäßbündel fort, welches daraufhin blind endigt (Fig. 53). Durch die reiche Gefäßbündelverzweigung ist für eine möglichst gleichmäßige Verteilung des zugeführten Nährwassers in der Blattspreite gesorgt. Wo die Gefäßbündel der Blätter unverzweigt bleiben, wie das in den Nadeln der Koniferen der Fall ist, begleiten eigenartige Säume aus Tracheiden flügelartig den Gefäßteil und fördern die Wasserabgabe an das angrenzende Gewebe. Wie eine reiche Ausgestaltung des Gefäßbündelnetzes im Laubblatt die Wasserverteilung in ihm fördert, so begünstigt sie auch die Aufnahme der Assimilationsprodukte, die in ihm erzeugt wurden, und die es abwärts leiten soll. Der Siebteil der letzten Gefäßbündelausverzweigungen in den Laubblättern der Angiospermen läuft in protoplasmareiche Zellen aus, die sog. „Übergangszellen“, welche an Stelle der Siebröhren und Geleitzellen treten und, wie man annimmt, die Eiweißstoffe sammeln, die den Siebröhren zur Weiterbeförderung übermittelt werden sollen. Die mangelnde Verzweigung der Gefäßbündel in ihren Nadeln korrigieren die Koniferen hier wieder in der Weise, daß sie den Rand des Siebteils mit einem Saum solcher Übergangszellen versehen.

Blatt-  
Gefäßbündel.  
Gefäßbündel-  
endigung.

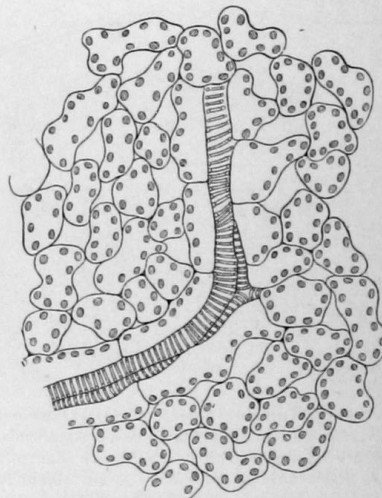


Fig. 53. Gefäßbündelendigung im Blatt von *Impatiens parviflora*. Vergr. 200.

Jenes Gewebe, das von der Oberhaut umschlossen und von den Gefäß- Grundgewebe. bündeln durchsetzt ist, faßt man als „Grundgewebe“ zusammen. Es ist klar, daß es sich bei dieser Bezeichnung um einen negativen Begriff handelt, gewissermaßen um das, was nach Abzug des Hautgewebesystems und Gefäßbündelsystems noch übrig bleibt. In die Zusammensetzung dieses Grundgewebesystems gehen bei hoch organisierten Pflanzen die mannigfaltigsten Gewebe- und Zellarten ein, in einem Verhältnis, das meist deutliche Beziehungen zu den Leistungen zeigt, welchen sie in diesen Pflanzen obliegen. Die Hauptaufgabe der peripherisch gelegenen Grundgewebe oberirdischer Pflanzenteile wird vor allem die Kohlenstoffassimilation und in den meisten Fällen auch die Festigung sein. Demgemäß sieht man chlorophyllhaltige Parenchyme, Kollenchyme und Prosenchyme um die äußere Lage miteinander wetteifern. Inneres Grundgewebe, das nicht mehr stark genug belichtet ist, um zu assimilieren, weist vornehmlich chlorophyllfreie Parenchyme auf, die auf Speicherung und Weiterbeförderung von Reservestoffen eingerichtet sind. An allen Orten im Grundgewebe wird man zudem mit den mannigfaltigsten Nebenprodukten des Stoffwechsels angefüllte Einzelzellen, Zellgruppen oder Zwischenzellräume antreffen. In den



unterirdischen Teilen von Landpflanzen und den untergetaucht lebenden Wasserpflanzen, die weniger auf Biegungsfestigkeit denn auf Zug beansprucht werden, wird man eine Verschiebung der mechanischen Gewebe gegen das Innere des Körpers konstatieren können.

Verteilung  
der primären Ge-  
webe.  
Stengel.

Die Verteilung der „primären Gewebe“ im Körper der höher organisierten Pflanzen bietet noch zu anderen Feststellungen Gelegenheit. Ein Querschnitt, den wir uns durch den Stengel einer dikotylen Pflanze herstellen (Fig. 54), zeigt uns zu äußerst die Oberhaut (*e*), unter ihr das Gewebe der „primären Rinde“ (*pr*) und innerhalb dieser mehr oder weniger deutlich von ihr abgesetzt den sog. „Zentralzylinder“ (*c*). In diesem bilden die Gefäßbündel (*cv*) einen

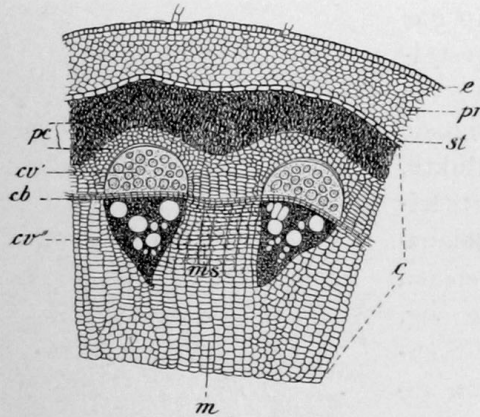


Fig. 54. Teil eines Querschnittes durch einen jungen Stamm von *Aristolochia Sipho*. *e* Epidermis, *pr* primäre Rinde, *st* Stärkescheide, *c* Zentralzylinder, *pc* Perizykel, in diesem Falle mit einem Ring von Sklerenchymfasern, *cv* Gefäßbündel, und zwar *cv'* Vasalteil, *cv''* Kribralteil, *cb* Kambiumring, *m* Mark, *ms* primärer Markstrahl. Vergr. 48.

Kreis (Fig. 61). Das nach innen von diesem Kreis gelegene mittlere Gewebe des Zentralzylinders heißt das „Mark“ (Fig. 54*m*), das diesen Kreis umgebende Gewebe, soweit als es noch zum Zentralzylinder gehört, der „Perizykel“ (*pc*). Die zwischen den Gefäßbündeln verlaufenden Gewebestreifen, welche das Mark mit dem Perizykel und der primären Rinde verbinden, werden als „primäre Markstrahlen“ (*ms*), bezeichnet.

Dieselbe Gewebeverteilung finden wir in den jungen Sprossen eines Nadelholzes wieder, vorausgesetzt daß das sekundäre Wachstum sie nicht bereits unkenntlich gemacht hat.

Auch der Querschnitt eines monokotylen Stengels läßt unter der Oberhaut eine primäre Rinde erkennen, die den Zentralzylinder umgibt. In letzterem sehen wir hingegen, so wie der Mais es zeigte, sehr zahlreiche Gefäßbündel allerorts zerstreut (Fig. 55). Ein Mark läßt sich da nicht abgrenzen, das Gewebe, das die Gefäßbündel trennt, schwerlich mit Markstrahlen vergleichen. Der Außenrand des Zentralzylinders kann, da eine Grenze fehlt, nur theoretisch als Perizykel (*pc*) gelten.

Die auffällige Verschiedenheit in der Anordnung der Gefäßbündel, wie sie typische Dikotylen und Gymnospermen einerseits, typische Monokotylen andererseits in ihren Stengeln zeigen, wird durch die Art des Verlaufs dieser Gefäßbündel und ihre Zahl bedingt. Verfolgt man die Gefäßbündel in der Richtung vom Blatte zum Stengel, so sieht man, daß sie bei Gymnospermen und Dikotylen zu einem einzigen Gefäßbündel oder doch nur verhältnismäßig wenigen Gefäßbündeln vereinigt aus dem Blatt in den Stengel treten. Sie durch-eilen dessen primäre Rinde, gelangen in seinen Zentralzylinder und ordnen sich in den Kreis ein, den die schon vorhandenen, tieferstehenden Blättern entstammenden Gefäßbündel dort bilden. Zwischen diesen laufen sie abwärts, um sich früher oder später mit bestimmten unter ihnen zu vereinigen. Die Art, wie dies geschieht, sowie der Weg, den jedes einzelne Gefäßbündel zurücklegt, und

Gefäßbündel-  
verlauf.

die seitlichen Krümmungen, die es ausführt, um neu eintretenden Gefäßbündeln Platz zu machen, sind erblich festgelegt.

Die zerstreute Gefäßbündelverteilung, wie wir sie beim Mais fanden, kommt dadurch zustande, daß sehr zahlreiche Gefäßbündel aus jedem Blatte in den Stengel eintreten und verschieden tief in dessen Zentralzylinder vordringen. Der Medianstrang jedes Blattes gelangt fast bis zur Mitte des Stengels, die Seitenstränge weniger tief. Verfolgt man einen Strang in seinem weiteren Verlauf, so sieht man ihn sich im Bogen abwärts biegen, allmählich der Oberfläche des Zentralzylinders nähern und dort schließlich mit einem andern Strang verschmelzen.

Der im Stengel befindliche Teil solcher je einem Blatte und dem Stengel <sup>Blattspur.</sup> gemeinsam zukommenden Gefäßbündel wird als „Blattspur“ bezeichnet.

Die konzentrisch gebauten Gefäßbündel, wie wir sie bei den Farnkräutern kennen gelernt haben, sind vielfach in deren Stämmen zu einem hohlzylindrischen Gerüstwerk vereinigt, dessen regelmäßig angeordnete Maschen den Insertionsstellen der Blätter entsprechen. Diese Gefäßbündel sind „stammeigen“, sie gehen nicht in die Blätter über. Die aus den Blättern in den Stengel eintretenden „blatteigenen“ Gefäßbündel setzen vielmehr an diese stammeigenen längs der Maschenränder an.

Dem hohlzylindrischen Gerüstwerk, zu welchem wir bei den jetzigen Farnkräutern die Gefäßbündel meist vereinigt sehen, ging phylogenetisch ein axiler Gefäßbündelstrang voraus, der einen mittleren Gefäßteil besaß, den der Siebteil umhüllte. So finden wir ihn öfters bei versteinerten Farnen aus früheren Erdperioden vor. Doch haben ihn auch noch Vertreter mancher rezenter Farnfamilien aufzuweisen, so wie nicht selten Keimpflanzen solcher Farne, die im ausgewachsenen Zustande kompliziertere Gefäßbündelverhältnisse aufweisen. Die fortschreitende Phylogenie schuf bei den Farnen zunächst aus dem axilen Gefäßbündelstrang mit zentralem Gefäßteil einen solchen mit parenchymatischem Gewebe im Innern und spaltete hierauf den so entstandenen Ring in eine Mehrzahl von Gefäßbündeln, und zwar meist erst nachdem er auch an seiner Innenseite eine Siebteilbekleidung erhalten hatte. Solche Farnarten, die ihre Ontogenie mit einem axilen Gefäßbündelstrang im Stengel beginnen, später aber eine große Zahl von Gefäßbündeln dort aufweisen, zerklüften während ihrer Erstarkung den axilen Strang in ähnlicher Weise, wie es in ihrer Phylogenie geschah.

Während bei den an das Landleben sich anpassenden Gewächsen der Wasserleitungsapparat eine steigende Gliederung und zunehmende innere Sonderung erfuhr, stellte sich stets wieder der umgekehrte Vorgang ein, wenn Landpflanzen

Blatt- und  
stammeigene  
Gefäßbündel.

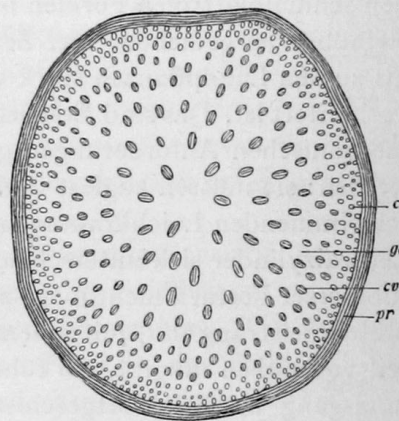


Fig. 55. Querschnitt durch ein Stengelglied von *Zea mais*. *pr* Primäre Rinde, *cv* Gefäßbündel, *gc* Grundgewebe des Zentralzylinders. Vergr. 2.

Phylogenie  
des  
Gefäßbündel-  
systems.

Von Landpflanzen  
abstammende  
Wasserpflanzen.

in das Wasser zurückwanderten. Dort war die gesteigerte Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen nicht mehr nötig, und die verminderte Beanspruchung hatte deren entsprechende Rückbildung zur Folge. Die voneinander getrennt gewesenen Gefäßbündel verschmolzen dort schließlich wieder zu einem einzigen Strang. Bei den Vertretern der Gattung *Potamogeton*, den Laichkräutern, die in so vielen Arten unsere Gewässer bewohnen, lassen sich lehrreiche Zwischenglieder dieser fortschreitenden Verschmelzung zusammenstellen. Die Gattung *Potamogeton* umfaßt einerseits schwimmende Arten mit breiten, eiförmigen, lederartigen Schwimmblättern und reichen Blütenähren, anderseits typisch submerse Gewächse mit schmalem, grasartigem Laub, dünnen Stengeln und armblütigen Infloreszenzen, außerdem alle Zwischenformen. Je mehr eine Art sich den schmalblättrigen Formen nähert, um so weiter ist die Verschmelzung der Gefäßbündel gediehen. Der Zentralzylinder aller Arten zeigt sich im Verhältnis zu den Landpflanzen stark verengt, während die primäre Rinde bedeutend verbreitert ist. Das sind Erscheinungen, die wir schon früher in Beziehung zu den mechanischen Anforderungen gebracht haben, die an Wasserpflanzen gestellt werden: sie müssen zugfest und zugleich biegsam sein. Während aber bei den schwimmenden Laichkrautarten die einzelnen Gefäßbündel noch als solche im Zentralzylinder sich unterscheiden lassen, sind sie im Zentralzylinder extrem-submerse Formen nicht mehr zu erkennen. Dieser stellt dann einen axilen Gefäßbündelstrang dar, mit einem inneren Gefäßteil, den ein gemeinsamer Siebteil von außen umgibt. So führte ein rückläufiger, phylogenetischer Entwicklungsgang hier die fortgeschrittene Gewebesonderung wieder auf einfachere Typen zurück, ganz ähnlich jenen, von welchen wir bei den Farnen ausgingen, um zu höheren Typen zu gelangen.

Bei Wasserpflanzen, die den oberen Abteilungen des Pflanzenreichs angehören, so bei den eben behandelten Laichkräutern und andern, pflegt die primäre Endodermis. Rinde scharf gegen den Zentralzylinder abgesetzt zu sein. Ihre innerste Zellschicht zeichnet sich dann durch einen besonderen Bau aus und weist vielfach die charakteristischen Merkmale einer „Endodermis“ auf. Diese bestehen darin, daß die Zellen übereinstimmend gestaltet sind, seitlich ohne Interzellularen zusammenhängen, vor allem aber an ihren radialen Wänden einen durch Einlagerung eines bestimmten Stoffes chemisch veränderten Membranstreifen aufweisen. In Querschnitten fallen die so veränderten Streifen als dunkle Stellen von flach linsenförmiger Gestalt innerhalb der Wände auf. Sie bewirken einen sicheren Abschluß des Zentralzylinders gegen die Luft der Interzellularen, die bis an die Endodermis heranreichen. Zudem bedingen sie eine entsprechende Festigung dieser Zellschicht, deren mechanische Aufgabe sich vielfach auch in stärkeren Wandverdickungen kundgibt.

Es kommt vor, daß auch an oberirdischen Stengeln die innerste Rindenschicht den Bau einer Endodermis aufweist. So findet man es beispielsweise bei einer ganzen Anzahl Arten der Gattung *Ranunculus*. In anderen, häufigeren Fällen stellt die innerste Rindenschicht eine „Stärkescheide“ dar, d. h. sie fällt durch ihren Stärkereichtum auf. Ihre Stärkekörner zeichnen sich durch große



Beweglichkeit aus, so daß sie ihren Platz in der Zelle je nach der Neigung des Stengels wechseln. Sie sinken zur tiefsten Stelle der Zelle hinab, so daß man sie im aufrechten Stengel an der normalerweise unteren, in dem wagerecht gelegten an der nunmehr dem Erdboden zugekehrten Wand angesammelt findet. G. Haberlandt und B. Němec lassen solche leicht beweglichen Stärkekörner die Rolle von „Statolithen“ spielen, d. h. sie sprechen ihnen dieselbe Bedeutung zu, wie den Statolithen in den Gleichgewichtsorganen der Tiere, die durch ihre Lagenänderung das Tier über die Schwerkrafttrichtung orientieren. Es soll der Druck dieser leicht beweglichen Stärkekörner gegen die Hautschicht der Protoplasten von dieser als Reiz empfunden werden, dieser Reiz dann Wachstumsvorgänge auslösen, durch welche der gegebene Pflanzenteil in die richtige Lage zur Schwerkrafttrichtung gelangt. Diese Statolithentheorie wird noch viel umstritten. Ihr Gebiet hat man übrigens nicht auf Stärkescheiden eingeschränkt, vielmehr auf verschiedene andere Gewebe mit leicht beweglichen Stärkekörnern, die zudem in ihren Zellen verharren, auch wenn die ganze Stärke der Nachbarschaft aufgelöst wird, ausgedehnt und das Ergebnis der gesamten Untersuchungen dahin zusammengefaßt, daß Statolithenapparate bei Pflanzen an Orten, die Schwerkraftreize perzipieren, nirgends fehlen.

In den meisten oberirdischen Stengeln ist die Grenze zwischen der primären Rinde und dem Zentralzylinder gar nicht markiert. Die Parenchyme der primären Rinde gehen in jene des Zentralzylinders ohne Grenze über. Um den assimilierenden Parenchymen den bestbeleuchteten Platz in der Peripherie des Stengels zu überlassen, ziehen sich die mechanischen Gewebe zum Teil oder auch wohl vollständig hinter sie zurück, so vorteilhaft es im übrigen für ein Organ, das möglichste Biegungsfestigkeit anstreben muß, sein würde, auch seine mechanischen Gewebe ganz nach außen zu verlegen. Unter Umständen weichen diese Gewebe bis in den Perizykel zurück, wo sie dann ganz für sich den Raum beanspruchen dürfen und sich daher gern zum geschlossenen Zylinder vereinigen. Ihre Ausbildung, auch weiter einwärts noch im Zentralzylinder, wird zum Schutz der Gefäßbündel, vornehmlich ihrer weicheren Siebteile, vollzogen. So entstehen dort die Sklerenchymscheiden, welche die Gefäßbündel umhüllen. Zu besonders starken Belagen schwellen sie an der Siebseite an. Wo das ganze Gefäßbündel rings umscheidet ist, bleiben zu seinen beiden Seiten der Stelle entsprechend an der Gefäßteil und Siebteil zusammenstoßen, „Durchlaßstreifen“ ausgespart. Dort sind die Sklerenchymfasern durch schwächer verdickte, unverholzte Parenchymzellen ersetzt, welche den Stoffverkehr zwischen den Gefäßbündeln und dem Grundgewebe erleichtern. In monokotylen Stengeln mit zerstreuten Gefäßbündeln, so bei dem uns schon bekannten Mais, kommen den peripherischen Gefäßbündeln ganz auffallend starke Scheiden zu. Diese äußeren Gefäßbündel müssen besonders geschützt werden; zugleich gelangen auf diese Weise die mechanischen Gewebe möglichst nach der Oberfläche. — Die Gefäßbündelscheiden sind Erzeugnisse des Grundgewebes im Zentralzylinder. Dieses kann auch die einzelnen Gefäßbündel mit Endodermen oder Stärkescheiden umgeben. So bei solchen Arten der Gattung *Ranunculus*, die keine ge-

„Statolithen“-  
Stärke.

Verteilung der  
mechanischen  
Gewebe  
im Stengel.

meinsame Endodermis besitzen. Endodermen und Stärkescheiden brauchen somit nicht immer die innerste Rindengrenze zu markieren, sie sind nach Bedarf auch aus anderen Geweben hervorgegangen.

Blattbau.

Ein jeder wird bemerkt haben, daß zahlreiche Pflanzen eines Blumen- tisches ihre Laubblätter zu dem durch das Fenster einfallenden Lichte in bestimmter Weise einstellen. Da Ober- und Unterseite der Laubblätter meist deutlich unterscheidbar sind, so dürfte es dem Beobachter auch nicht ent- gangen sein, daß es die Oberseite der so orientierten Laubblätter ist, die sich dem Lichte zuwendet. Befinden sich großblättrige Begonien, deren Laub- blätter auf Ober- und Unterseite verschieden gefärbt sind, auf dem Blumen-

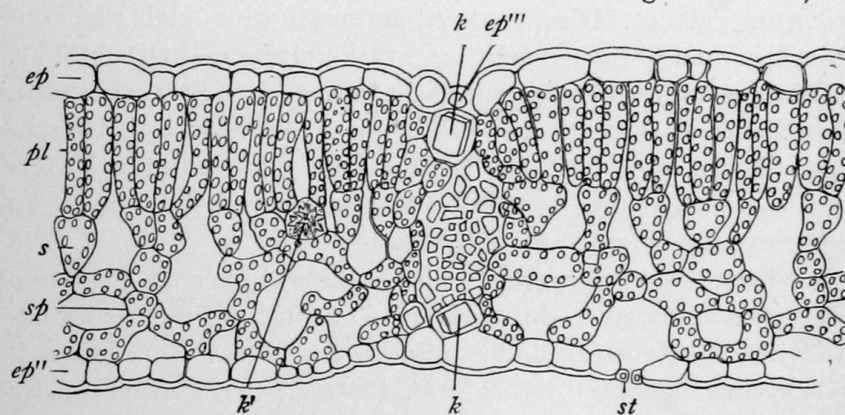


Fig. 56. Querschnitt durch das Blatt von *Fagus silvatica*. *ep* Epidermis der Oberseite, *ep''* Epidermis der Unterseite, *ep'''* längsgestreckte Epidermiszellen über einem Gefäßbündel, die der Querschnitt durch das Blatt der Quere nach trifft, *pl* Palisadenparenchym, *s* Sammelzellen, *sp* Schwammparenchym, *k* kristallführende Zelle, in *k'* eine Kristalldrüse, *st* Spaltöffnung. Vergr. 360.

tisch, so zeigt sich an ihnen dieses Verhal- ten besonders deutlich. Doch auch im Freien wird man ent- sprechende Erscheinun- gen konstatie- ren können. Sie pflegen um so stärker her- vorzutreten,

je ausgeprägter die „Dorsiventralität“, d. h. der Unterschied im Bau der Ober- und Unterseite eines Blattes ist.\*

Dorsiventrales  
Laubblatt.

Wir wollen zunächst den Bau eines solchen ausgeprägt dorsiventralen Laubblattes betrachten und wählen dazu die Rotbuche (*Fagus silvatica* L.) aus (Fig. 56). Wir entnehmen ihrer Laubkrone ein Blatt, das sich in nicht zu vollem Sonnenlichte entwickelt hat, weil dieses unserem nächsten Zwecke am besten entspricht. Sehr zahlreiche Querschnitte durch dieses Blatt zeigen uns an der Oberseite zunächst eine flache, einschichtige, chlorophyllfreie, spaltöffnungs- lose Oberhaut (*ep*). Unter ihr befindet sich eine Schicht chlorophyllreicher, zylindrischer Zellen, die senkrecht zur Blattoberfläche gestreckt sind und seitlich durch luftgefüllte Interzellularen mehr oder weniger vollständig getrennt werden. Wegen der Gestalt und Anordnung ihrer Zellen hat man diese Schicht als „Pali- sadengewebe“ bezeichnet (*pl*). Auf sie folgt weiter abwärts das „Schwammgewebe“ (*sp*), aus verschiedengestaltigen, weniger chlorophyllreichen, weite Lufträume zwischen sich bildenden Zellen aufgebaut. An diese schließt die untere Ober- haut (*ep''*) an, die im Bau der oberen gleicht, aber von Spaltöffnungen (*st*) durch- setzt ist. Das ganze Grundgewebe des Blattes zwischen den beiden Epidermen wird als „Mesophyll“ zusammengefaßt. Dieses Mesophyll wird von den Gefäß- bündeln durchzogen, die in keinem Querschnitt fehlen, und die wir an ihrem

Bau und der Englumigkeit ihrer Zellen erkennen. Jedes Gefäßbündel ist von einer Grundgewebsscheide umgeben, die um starke Gefäßbündel mehrschichtig ist und aus Sklerenchymfasern besteht, um die feinen Gefäßbündeläste aber nur noch eine einfache Lage gestreckter, lückenlos verbundener Parenchymzellen aufweist. — Das chlorophyllreiche Palisadenparenchym stellt das „Assimilationsgewebe“ unseres Blattes dar, das Schwammparenchym sein „Durchlüftungsgewebe“. Die Palisadenzellen sehen wir in Bündeln zusammenneigen, um gemeinsam an eine Schwammparenchymzelle anzusetzen. Diese Zelle (s) nimmt die Assimilate aus den Palisadenzellen auf. Die Stoffabgabe kann nur an sie erfolgen, da Luftlücken den seitlichen Verkehr der Palisadenzellen untereinander mehr oder weniger vollständig verhindern. Die aufnehmende Schwammparenchymzelle ist in ihrem oberen Teil trichterförmig erweitert, um mehreren Palisadenzellen eine Ansatzstelle zu bieten. G. Haberlandt hat solche Zellen „Sammelzellen“ genannt. Sie übermitteln die Assimilate weiter an andere Schwammparenchymzellen, welche sie ihrerseits zu den Scheiden der feinen Gefäßbündelzweige befördern und an diese abliefern. Mit entsprechenden Reagentien läßt sich unschwer nachweisen, daß dort Traubenzucker abwärts geleitet wird. In dem Maße, als die Gefäßbündel des Blattes erstarken, übernehmen ihre inneren Gewebe die Weiterleitung und führen die Assimilate schließlich dem Stengel zu. — Während dem chlorophyllreichen, der Lichtquelle zugewandten Palisadenparenchym der allergrößte Teil der assimilatorischen Arbeit im Laubblatt zufällt, hat das chlorophyllärmere, vom Licht abgewandte Schwammparenchym den nötigen Gasaustausch mit der Atmosphäre zu fördern und die Transpiration nach Bedarf zu unterhalten, ist dementsprechend mit weiten Interzellularen ausgestattet und der spaltöffnungsführenden, unteren Oberhaut genähert.

Wir wählten ein nicht zu stark belichtetes Buchenblatt für die Untersuchung aus, um den Gegensatz seiner beiden Seiten in der uns erwünschten Weise ausgeprägt zu sehen. Ein dem vollen Sonnenlichte ausgesetztes Buchenblatt würde uns an seiner Oberseite zwei bis drei Schichten von Palisadenzellen vorführen, ja vielleicht auch noch eine solche Schicht an seiner Unterseite zeigen. Bei Schattenblättern der Buche ist die Palisadenschicht nicht nur einfach und auf die Oberseite beschränkt, wie in dem von uns zuvor studierten Falle, sondern auch noch wesentlich niedriger, als wir sie dort fanden. Damit hängt zusammen, daß ein Sonnenblatt der Buche bis dreimal so dick wie ein Schattenblatt sein kann. Rotbuchen, die in Strauchform das Unterholz eines schattigen Waldes bilden, fallen jedem durch die Dünne ihrer Blätter auf. Dafür sind diese Blätter besonders groß, um eine möglichst ausgedehnte Fläche dem stärksten diffusen Lichte, das sie erreicht, darzubieten, zudem genau senkrecht auf dessen Einfall orientiert. Es ist von nicht geringem wissenschaftlichen Interesse, solchermaßen zu konstatieren, daß die Entwicklungsbedingungen einen direkten Einfluß auf die histologische Ausbildung des Assimilationsgewebes auszuüben vermögen. Zu den ererbten Eigenschaften der lebenden Wesen gehört eben, daß ihnen ein solcher Spielraum in der ontogenetischen Ausgestaltung ihrer spezifischen Merkmale gewährt bleibt.

Einfluß der Belichtung auf den Blattbau.



Nach dem, was wir von der Rotbuche gelernt haben, wird es uns nicht mehr in Erstaunen versetzen, wenn wir erfahren, daß bei Alpenpflanzen, je nach der Höhe des Standorts, das Palisadengewebe verschieden mächtig entwickelt ist. Denn mit steigender Höhe nimmt im Gebirge die Lichtintensität zu, und das hat eine Verstärkung des assimilatorischen Gewebes zur Folge.

Bau aufrecht-  
stehender Laub-  
blätter.

Auch werden wir es jetzt verständlich finden, daß bei Pflanzen, deren Laubblätter so gestellt sind, daß sie annähernd gleichviel Licht von allen Seiten empfangen, diese Blätter im ganzen Umkreis sich gleich oder annähernd gleich gebaut zeigen. Sie führen Palisadengewebe dann vielfach an ihren beiden Seiten. Wie Julius Wiesner gezeigt hat, kommt solchen Laubblättern eine „fixe Lichtlage“ vielfach überhaupt nicht zu. Das kann jedem die Betrachtung einer unserer Kiefern lehren.

Bau umgekehrt-  
stehender Laub-  
blätter.

Andererseits erklärt es sich ungezwungen, daß gewisse Pflanzenarten, die durch Drehung der Blattstiele oder des Blattgrundes die eigentliche Blattunterseite beständig nach oben kehren, meist nur an letzterer eine Palisadenschicht ausbilden. Diese auffällige Erscheinung kommt verschiedenen Gräsern, z.B. dem in unseren Gärten kultivierten Pampasgras (*Gynerium argenteum* Nees), auch Laucharten, so dem Bärenlauch (*Allium ursinum* L.) zu.

Die vollkommensten Leistungen bei der Einstellung ihrer Laubblätter zum Lichte haben im besonderen die Leguminosen, für welche die Robinie (*Robinia pseudacacia*) als Beispiel dienen kann, erlangt. Die Fiederblättchen ändern, wie Julius Wiesner vor allem zeigte, ihre Lage je nach der Lichtstärke. Sie richten sich parallel zu den Sonnenstrahlen auf, wenn diese eine hohe Intensität erreicht haben, stellen sich andererseits auf diffuses Tageslicht senkrecht ein.

Oberseite dors-  
ventraler Laub-  
blätter chloro-  
phyllreicher.

An den meisten dorsiventralen Laubblättern fällt ohne weiteres auf, daß die Oberseite dunkler grün gefärbt ist, als die Unterseite. Eine anschauliche Erklärung für die Ursache dieser Erscheinung gewinnt man aus den durch G. Haberlandt ausgeführten Zählungen von Chlorophyllkörnern in den verschiedenen Partien der Blätter. In einem Quadratmillimeter Blattfläche der Rizinus-pflanze (*Ricinus communis* L.) fanden sich durchschnittlich im Palisadengewebe der Oberseite 403 200, im Schwammgewebe der Unterseite 92 000 Chlorophyllkörner vor, es gehörten somit 82 Prozent der Chlorophyllkörner der Oberseite, nur 18 Prozent der Unterseite an.

Blumenblätter.

Bunte Blumenblätter, die an der Assimilationsarbeit der Pflanze nicht beteiligt sind, entbehren dementsprechend auch des Palisadengewebes. Ihr Mesophyll besteht aus lockerem Schwammparenchym, das in zarten Blüten nur wenige Schichten bildet, ja im Extrem auf nur eine Zellage beschränkt ist und so den Raum zwischen den beiden Oberhäuten ausfüllt.

Mesophyll und  
Gefäßbündel.

Man überzeugt sich unschwer an entsprechenden Flächenschnitten, die das Mesophyll eines Laubblattes in sich fassen, daß die Gefäßbündel bis an ihre äußersten Enden hin von Grundgewebsscheiden umgeben bleiben. Über dem Ende jedes Bündelzweiges schließen die Scheidenzellen kappenförmig zusammen. Fälle, welche die Tracheiden eines Gefäßbündelendes frei endigend zwi-

schen gewöhnlichen Mesophyllzellen zeigen, gehören zu den Ausnahmen und dienen ganz bestimmten Zwecken. Im allgemeinen ist also das Gefäßbündelsystem gegen die Interzellularen des Blattgewebes durch eine besondere Schicht dieses Gewebes, deren Zellen lückenlos verbunden sind, abgeschlossen. Man kann sich die Blätter der höher organisierten Pflanzen als Ausstülpungen ihrer primären Rinde denken, durch welche die grünen, des Lichtes für ihre assimilatorische Arbeit bedürftigen Gewebe eine entsprechende Flächenausbreitung erlangen. In diese Ausstülpungen dringen aus dem Zentralzylinder des Stengels die Gefäßbündel ein, um das Leitungsgeschäft von und nach dem Stengel zu besorgen.

Das mediane Gefäßbündel der Rotbuchenblätter, um zu diesen Blättern zurückzukehren, und so auch die seitlichen Gefäßbündel erster Ordnung, die vom medianen Gefäßbündel direkt abzweigen, verlaufen in Gewebesträngen, die als Rippen an der Blattunterseite vorspringen. Diese Blattrippen sind von gestreckten Epidermiszellen überdeckt, auf welche das uns bekannte, in den Zellecken verdickte Kollenchym aufwärts folgt. Diesem schließen sich weiter nach oben kurze, mit je einem Kristall von Kalziumoxalat versehene Zellen und dann eine mehrschichtige Lage von Sklerenchymfasern, die allseitig das Gefäßbündel umschließen, an. Über dieser Scheide ist die Palisadenschicht durch einen Kollenchymstreifen ersetzt, der den Anschluß an die gestreckten Zellen der oberen Epidermis bildet. Das mag uns eine Vorstellung davon geben, in welcher Weise die Festigkeit eines Buchenblattes durch Ausbildung mechanischer Gewebe gefördert wird.

Mechanisches  
Gewebe  
des Laubblattes.

Flächenartig ausgebreitete Laubblätter, die sich senkrecht zum einfallenden Lichte einstellen, müssen biegeunfähig gebaut sein, um in dieser Lage zu verharren. Die Turgorspannung der Parenchyme und die Festigkeit der mechanischen Gewebe wirken in dieser Aufgabe zusammen. Die Oberseite solcher Blätter wird hauptsächlich auf Zug, die Unterseite auf Druck beansprucht. Zwischen beiden liegt eine neutrale Zone. Daher in dickeren Blättern Stränge aus mechanischen Elementen der Ober- und Unterseite möglichst genähert erscheinen, und ihre Wirksamkeit an der Unterseite noch im besondern dadurch gesteigert wird, daß sie in die vorspringenden Rippen, also möglichst tief, zu liegen kommen.

Die zuvor als Ausnahme berührten Fälle, wo die Enden der Gefäßteile ohne Scheidenabschluß in einem Blatte enden und ihre meist verkürzten und etwas angeschwollenen Tracheiden frei in das Mesophyll entsenden, hängen mit solchen Einrichtungen zusammen, bei denen es gilt, tropfbar flüssiges Wasser zugleich mit den in ihm gelösten Stoffen aus der Pflanze hervorzupressen. Solche freie Gefäßbündelendigungen würden uns daher bei entsprechender Untersuchung in Verbindung mit Wasserspalten und Apikalöffnungen entgegentreten. In jene als „Apikalöffnungen“ bezeichneten Grübchen der Blattspitzen von Wasserpflanzen, die durch Zerfall von Wasserspalten zustande kamen, ragen zahlreiche Tracheidenenden pinselförmig hinein. Unter den Wasserspalten der Landpflanzen pflegen freie Tracheiden bestimmter Gefäßbündelenden sich zwi-

schen eigens geformte Mesophyllzellen hineinzudrängen, die das Gefäßbündelende in gleicher Richtung fortsetzen und sich durch Zartwandigkeit, geringere Größe, Protoplasmareichtum, große Kerne und Chlorophyllmangel von dem angrenzenden Blattgewebe unterscheiden. Diese Bildungen hat Anton de Bary seinerzeit als „Epitheme“ bezeichnet. Sie zeigen zwischen ihren Zellen Interzellularen, die aber nicht mit Luft, sondern mit Wasser erfüllt sind. Durch diese Interzellularen gelangt das aus den Gefäßbündeln hervorgepreßte Wasser zu den Wasserspalten und durch diese nach außen. Die aktive Rolle des Epithems unter den Wasserspalten besteht allem Anschein nach nur darin, daß es seine Interzellularen dauernd mit Wasser angefüllt erhält und dadurch unter allen Umständen für einen luftdichten Abschluß der Gefäßbündelenden sorgt. Im

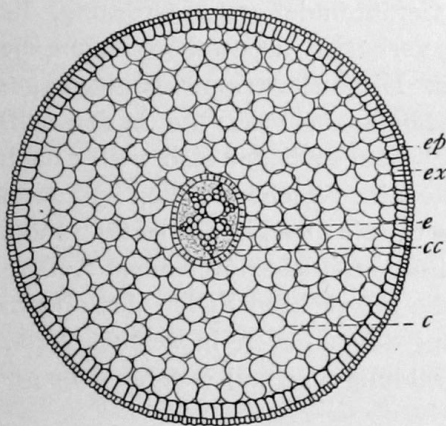


Fig. 57. Querschnitt durch eine Adventivwurzel von *Allium Cepa*. *ep* Reste der Epidermis, *ex* Exodermis, *c* primäre Rinde, *e* Endodermis, *cc* Zentralzylinder. Vergr. 45.

übrigen ist ein solches Epithem ein Filtrationsapparat und damit eine passive Hydathode. Ein schönes Beispiel der Tätigkeit dieser Apparate bieten uns verschiedene Steinbrecharten der Alpen, die an den Blatträndern ihrer Rosetten sich in zierlicher Weise weißpunktiert zeigen. Es handelt sich dabei um kleine Krusten von kohlensaurem Kalk, mit welchen entsprechende Grübchen längs der Blattränder angefüllt werden. Die Grübchen befinden sich über Epithemen, in welche Gefäßbündelendigungen münden, und über Wasserspalten. Das hervortretende Wasser verdunstet und läßt das in ihm gelöste Kalksalz zurück.

#### Bau der Wurzel.

Der Querschnitt einer Wurzel (Fig. 57) ist als solcher leicht zu erkennen, verlaufen doch, wie wir schon wissen, Gefäß- und Siebteile der Gefäßbündel getrennt voneinander in ihrem Zentralzylinder. Die primäre Rinde (*c*) finden wir in den Wurzeln sehr stark entwickelt. Der Durchmesser des Zentralzylinders (*cc*) steht meist um das Vielfache jenem der primären Rinde nach. Wir haben es eben mit einem Pflanzenteil zu tun, der in der ausgeprägtesten Weise durch seinen Bau anzeigt, daß er zugfest sein soll. Er rückt alle seine zugfesten Gewebe gegen die Mitte zusammen. Die innerste Rindenschicht der Wurzel, die

#### Endodermis der Wurzel.

an den Zentralzylinder grenzt, ist fast stets als typische Endodermis ausgebildet (Fig. 58*e*), d. h. mit jenen stofflich veränderten Membranstreifen an ihren radialen Wänden versehen, die uns in Stengeln, denen Endodermen zukommen, bereits begegneten. Durch die chemisch unveränderten, tangentialen Wände der Endodermiszellen, gewissermaßen wie durch die Maschen eines Netzes, kann das an der Wurzeloberfläche aufgenommene Wasser, nachdem es die primäre Rinde passiert hat, in den Zentralzylinder gelangen. Die ältere Endodermis jenseits jener begrenzten Region der Wurzel, die aus dem umgebenden Boden das Nährwasser aufnimmt, schließt sich gegen dieses ab. Es geschieht das durch Ausbildung einer inneren Korklamelle in den Endodermis-



zellen und zwar zunächst in jenen, die vor den Siebteilen liegen, während die Bahn nach den Gefäßteilen noch eine Zeitlang frei bleibt. Eine ähnliche Erscheinung ist in den Fällen zu beobachten, wo die Endodermis der Wurzel durch starke Verdickungsschichten frühzeitig gefestigt wird. Da bleiben vorerst vor den Gefäßteilen liegende Zellen, bzw. Zellreihen, in ihr von dieser Verdickung ausgeschlossen, um oft recht auffällige „Durchlaßzellen“ zu bilden. — Der von Durchlaßzellen.

der Endodermis umhüllte Zentralzylinder beginnt an seiner Außenseite mit einem meist einschichtigen Perizykel (Fig. 58 p) aus dünnwandigen Zellen. An diesen stoßen die in größerer oder geringerer Anzahl vorhandenen, im Kreis angeordneten, miteinander abwechselnden Gefäß- ( $sp$ ,  $sp + a$ ,  $sc$ ) und Siebteile ( $v$ ). Die Gefäßteile kehren

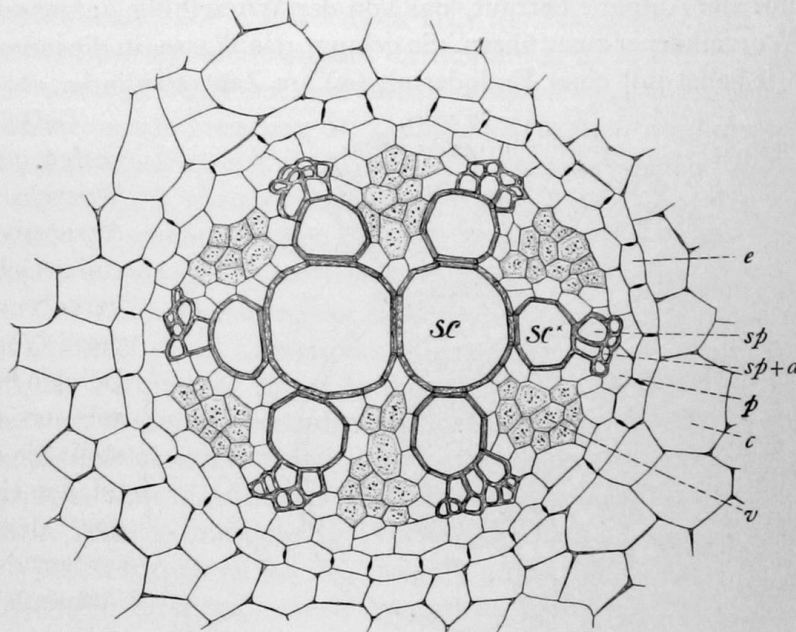


Fig. 58. Querschnitt durch eine Adventivwurzel von *Allium Cepa*.  $c$  primäre Rinde,  $e$  Endodermis,  $p$  Perizykel,  $a$  Ringtracheiden,  $sp$  Schraubentracheiden,  $sc$  und  $sc^*$  Treppengefäße,  $v$  Siebteil. Vergr. 240.

hier, umgekehrt wie im Stengel, ihre weitleumigen Gefäße ( $sc$ ) nach innen, ihre englumigen Tracheiden ( $sp + a$ ) nach außen. Je nach der Zahl der Gefäßteilstrahlen unterscheidet man zwischen diarchen, triarchen, tetrarchen usw., bzw. polyarchen Wurzeln. Monarche Wurzeln sind nur für eine Anzahl Arten der Gattung *Ophioglossum* in der den Farnen nächststehenden Familie der Natterzungen (*Ophioglossaceae*) bekannt. In wenigstrahligen Wurzeln (Fig. 58) kommt es oft vor, daß die Gefäße in der Mitte des Zentralzylinders zusammenstoßen. Die polyarchen Wurzeln besitzen ein mehr oder weniger ausgedehntes Mark. In dem Zentralzylinder aller solcher Wurzeln, die mechanisch nur schwach beansprucht werden, wiegen die Parenchyme vor, in welche auch die Gefäß- und Siebteile eingebettet sich zeigen. Werden hingegen namhaftere mechanische Anforderungen an das primäre Gewebe einer Wurzel gestellt, so bildet sie Sklerenchymfaserstränge in ihrem Zentralzylinder aus. Nur wenn besondere Lebensbedingungen eine Verstärkung der primären Rinde sowie Schutzeinrichtungen für deren weichere Gewebe verlangen, was öfters für Luftwurzeln zutrifft, wird auch diese Rinde mit mechanischen Elementen ausgestattet. — Die eigenartige Umbildung der Epidermis tropischer, epiphytischer Orchideen zu einer pergamentartigen, mehrschichtigen, toten Wurzelhülle, die der Wasseraufsaugung dient, hat uns

Zahl der Gefäßstrahlen der Wurzel.

Mechanisches Gewebe der Wurzel.

Luftwurzeln epiphytischer Orchideen.

schon früher beschäftigt. An diese Wurzelhülle (Fig. 59 *vl*) grenzt eine „Exodermis“, d. h. eine Scheide, die aus der nächsttieferen Zellage der Wurzel hervorging und einschichtig blieb (*ee*). Ihre Zellen sind lückenlos untereinander verbunden; der größte Teil von ihnen ist langgestreckt, mit etwas dickeren, tüpfellosen Wänden versehen, bestimmt, auch bei andauernder Dürre die Wurzel vor dem Vertrocknen zu schützen, ein kleinerer Teil (*f*), zart, inhaltsreich, viel kürzer, mit der Aufgabe betraut, das von der Wurzelhülle aufgenommene Wasser dem Wurzelkörper zuzuführen. So gelangt das Wasser in die inneren Rindenteile, die wie sonst mit einer Endodermis (*ei*) am Zentralzylinder abschließen.

Gefäßbündel-  
verlauf in der  
Wurzel.

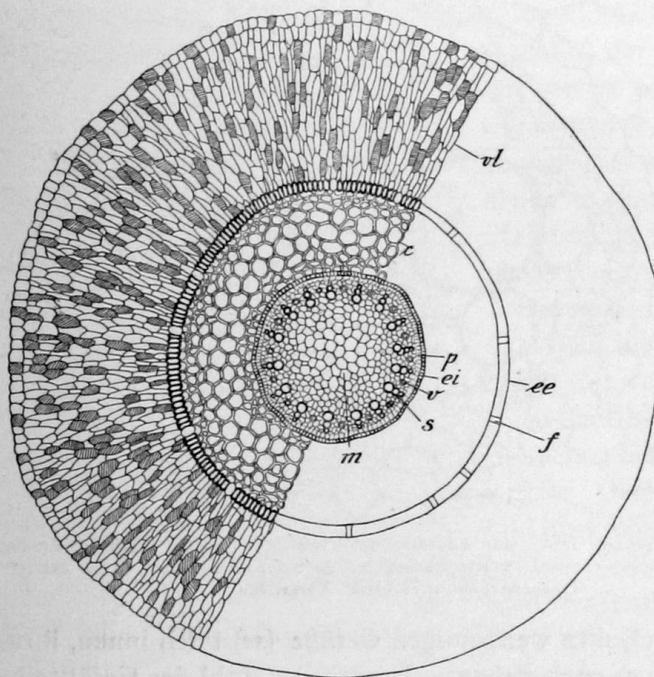


Fig. 59. Querschnitt durch die Luftwurzel von *Dendrobium nobile*.  
*vl* Velamen, *ee* Exodermis, *f* ihre Durchgangszellen, *c* Rinde, *ei* Endodermis,  
*p* Perizykel, *s* Gefäßteile, *v* Siebteile, *m* Mark. Vergr. 28.

Gefäßteile und Siebteile laufen geradenwegs in den Wurzeln fort, um an deren Ansatzstelle mit entsprechenden Gefäßbündelteilen anderer Wurzeln oder des Stammes in Verbindung zu treten. Bei den Farnen, wo die Wurzel zum erstenmal auftritt, stellt sie auch an der Keimpflanze ein seitliches Gebilde dar, dessen Gefäßbündelsystem als solches an den Gefäßbündelstrang der Sproßanlage ansetzt. Bei den phanerogamen Pflanzen, an deren Keim die erste Wurzel, die sogenannte „Radikula“, in die Verlängerung der Sproßachse, des sogenannten „Hypokotyls“, zu stehen kam,

sieht man die kollateralen Gefäßbündel des Hypokotyls in ihre beiden Bestandteile zerfallen, d. h. ihre Gefäß- und Siebteile sich voneinander trennen, die Gefäßteile zugleich um 180° drehen, und schließlich Gefäß- und Siebteile innerhalb der aus der Radikula sich entwickelnden Hauptwurzel die für sie typische Anordnung annehmen. — Einem Stengel entspringende Adventivwurzeln schließen unvermittelt mit ihrem Gefäßbündelsystem an das seinige an. Die Anlage von Seitenwurzeln an einer Mutterwurzel erfolgt fast immer im Perizykel und wird durch Teilungen einer entsprechenden Anzahl seiner Zellen eingeleitet. Meist kommt die Anlage vor einem Gefäßteil zu stehen, und sieht man demgemäß die Seitenwurzeln so viel gerade Reihen an der Mutterwurzel bilden, wie Gefäßstrahlen in ihr vertreten sind. Die innere Anlage der Seitenwurzeln in ihrer Mutterwurzel bedingt es andererseits, daß sie bei ihrer Weiterentwicklung die ganze Dicke der primären Rinde dieser Mutterwurzel durchbrechen müssen, um nach außen zu gelangen. Demgemäß erscheinen Seiten-

Anlage und  
Stellung der  
Seitenwurzeln an  
der Mutterwurzel.

wurzeln nicht selten an ihrer Austrittsstelle von dem vorgestülpten Gewebe der Mutterwurzel wie von einem Kragen umgeben.

Unterirdische Pflanzenteile, die wir dem Boden entnehmen, brauchen nicht immer Wurzeln zu sein. Unsere Stauden überwintern ganz vorwiegend mit unterirdischen Sprossen, die dem Bodenleben besonders angepaßt sind und, nicht ganz zutreffend, da sie doch nicht Wurzeln sind, als „Wurzelstöcke“ oder „Rhizome“ bezeichnet werden. Die oberirdischen Teile der Stauden sterben zu Ende der Vegetationszeit bei uns meist ab und werden durch neue ersetzt, die im nächsten Frühjahr aus den Rhizomen dem Boden entsproßen. Da die Wurzeln durch die sehr bezeichnende Trennung der Gefäß- und Siebteile ausgezeichnet sind, so gibt uns jeder Querschnitt eines dem Boden entnommenen Pflanzenteils, der, seiner Gestalt nach, ebenso einem Sproß wie einer Wurzel angehören könnte, durch den ihm zukommenden Gefäßbündelbau seine wahre Natur als Rhizom oder Wurzel zu erkennen. Unter Umständen wird in einem Rhizom, wie wir das früher schon erfahren haben, der Gefäßteil den Siebteil ganz umfaßt haben, das Gefäßbündel somit „amphivasal“ geworden sein, dessenungeachtet aber deutlich die Verbindung seiner beiden Bestandteile in demselben Strang zeigen. Andererseits werden die veränderten, mechanischen Ansprüche, die an einen solchen im Boden lebenden Sproß, im Gegensatz zu einem oberirdischen, herantreten, nicht ohne Einfluß auf die Verteilung seiner Gewebe geblieben sein. Denn ein Rhizom muß wie die Wurzel vor allem zugfest gebaut sein. Je mehr ein solcher Anspruch an ihn sich steigert, um so deutlicher rücken seine Gefäßbündel nach der Mitte zusammen, um dort nach Bedarf noch durch Sklerenchymfasern verstärkt zu werden. Ähnlich wie eine Wurzel zeigt das Rhizom dann auch die Neigung, seine innerste Rindenschicht zu einer typischen Endodermis auszubilden.

Bau  
unterirdischer  
Sprosse.

Amphivasale  
Gefäßbündel.

Mit Ausnahme der Baumfarne, der Palmen und der Schraubenbäume (*Pandaceen*) verdanken die höher organisierten Gewächse eine ansehnlichere Stammstärke der Tätigkeit von Meristemen, die, nachdem das Längenwachstum vollendet ist, in der Gewebebildung fortfahren oder in sie eintreten. Bei Baumfarnen, Palmen und Schraubenbäumen erreicht der Stammvegetationskegel der erstarkten Pflanze einen ganz ungewöhnlichen Durchmesser. So kommt es, daß der Stamm an seinem Scheitel bereits mit einer mächtigen Knospe versehen ist, einer Knospe, die beim Baumfarn im wesentlichen schon über den endgültigen Durchmesser des Stammes entscheidet. Nicht so bei den Palmen, wie jeder bemerkt haben muß, der etwa Gelegenheit hatte, deren Dickenzunahme in den letzten Dezennien an der Riviera oder in Süditalien zu verfolgen. Die kalifornische *Washingtonia filifera* Wendl., meist als *Pritchardia* bezeichnet, hat dort an vielen Orten gegen einen Meter Durchmesser erreicht. Sie hat das ohne Neubildung von Geweben fertiggebracht, nur dadurch, daß sie die Lumina ihrer parenchymatischen und prosenchymatischen Grundgewebszellen im Zentralzylinder fort und fort erweiterte. Zugleich verdickte sie eine immer größer werdende Zahl dieser prosenchymatischen Zellen, die zunächst, ihrer Mehrzahl nach, im dünn-

Dickenwachstum  
der Palmen und  
Schraubenbäume.



wandigen Zustand die Gefäßbündel an ihrer Siebteilseite begleitet hatten, in solcher Weise die mechanische Leistungsfähigkeit des Stammes auch dauernd erhöhend. Man begreift, daß dieser Art des Dickenwachstums eine vorbestimmte Grenze gesteckt ist und kennt nun auch den Grund, weshalb die Stämme der Palme schließlich gleich stark in ihrer ganzen Länge erscheinen, nur

dünnere oder dicker, je nach der Natur der Spezies, der sie angehören, bei bestimmten Arten sogar angeschwollen in mittlerer Höhe. Ähnliche Verhältnisse bieten auch die ebenfalls zu den Monokotylen gehörenden Schraubenbäume oder Pandanaceen dar, Bewohner der Tropen, die wir bei uns nur in Gewächshäusern zu sehen bekommen. In diesen fallen sie durch ihre langen, schwertförmigen, in Schraubenlinien gestellten Blätter auf und so auch durch die Luftwurzeln, die ihnen als Stelzen dienen.

Andere Monokotyle, sofern ihnen Dickenwachstum zukommt, besorgen dieses mit Hilfe eines Meristems, durch Neubildung von Geweben. Es ist klar, daß ein solches Dickenwachstum, im Gegensatz zu jenem der Palmen und Schraubenbäume, in gewissem Sinne ein unbeschränktes sein kann. Es braucht nicht früher aufzuhören, als bis der Baum aus irgendwelchem Grunde abstirbt. Die Zahl der so in die Dicke wachsenden, monokotylen Pflanzenarten ist in Wirklichkeit nur gering; die Erscheinung bleibt auf baumartige Liliifloren beschränkt. Wie sie sich abspielt, kann uns ein junger Drachenbaum, eine Art der Gattung *Dracaena* oder *Cordyline* lehren (Fig. 60). Außerhalb der zerstreuten, geschlossenen Gefäßbündel, die der Zentralzylinder eines jungen Stammes aufweist, in der anschließenden

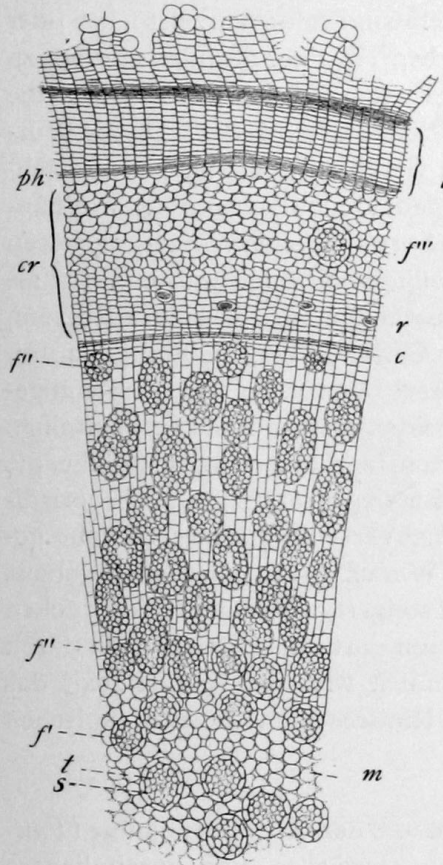


Fig. 60. *Cordyline (Dracaena) rubra*. Querschnitt durch den Stamm. *f* Gefäßbündel, und zwar *f'* primäre, *f''* sekundäre, *f'''* ein innerhalb der primären Rinde befindliches Gefäßbündel, *m* parenchymatisches Grundgewebe, *s* Gefäßbündelscheide, *t* Tracheiden, *c* Kambiumring, *cr* Rinde, in den äußeren Teilen primär, in den inneren sekundär, *ph* Phellogen, *l* Kork, *r* Raphidenbündel. Vergr. 30.

Dickenwachstum der Drachenbäume.

Das Kambium.

den, primären Rinde, beginnen sich die parenchymatischen Grundgewebszellen tangential zu teilen. Sie bilden zusammen einen Ring, der den Stamm umkreist (*c*). Es handelt sich, wie wir sehen, um ein Folgemeristem. Sowohl primäre wie sekundäre Meristeme, durch deren Tätigkeit der sekundäre Zuwachs besorgt wird, bezeichnen wir als „Kambien“. Wir haben somit in einem solchen jungen Stämmchen ein Folgemeristem vor Augen, das als Kambium funktioniert. Dieses Kambium gibt durch fortgesetzte, tangential Teilungen Zellen gegen das Stamminnere ab, die ihrem Ursprung gemäß in radialen Reihen angeordnet sind. Die große Mehrzahl dieser Zellen gibt parenchymatischen

Grundgeweben den Ursprung, eine weit kleinere Zahl teilt sich ergiebig, um neue Gefäßbündel ( $f''$ ) zu bilden. Die Zellen des Grundgewebes sowie die Formelemente des Gefäßteils der hinzugekommenen Gefäßbündel verdicken ihre Wände stark und bilden zusammen ein festes Gewebe, das den Eindruck von „Holz“ macht. Auf solche Weise werden die primären inneren, verhältnismäßig lockeren Gewebemassen von dem mechanisch weit leistungsfähigeren, sekundären Zuwachs verstärkt. Die Gefäßbündel dieses sekundären Zuwachses ( $f''$ ) sind ebenso wie die des primären Gewebes ( $f'$ ) geschlossen, zudem amphivasal, d. h. so gebaut, daß der Gefäßteil den Siebteil allseitig umschließt. Bei der Gattung *Cordyline* kommt auch den primären Gefäßbündeln dieser amphivasale Bau bereits zu; bei *Dracaena* sind die primären Gefäßbündel kollateral und erst in dem sekundären Zuwachs kommt der Siebteil inmitten des Gefäßteils zu liegen. Der amphivasale Bau der Gefäßbündel gewährt aber den Stämmen der Drachenbäume dieselben Vorteile wie zahlreichen Wurzelstöcken (Rhizomen), in welchen man ihn antrifft. Denn die Dracaenenstämme dienen, so wie Wurzelstöcke, als Reservestoffbehälter. Der amphivasale Bau ihrer Gefäßbündel bringt die Wasserbahnen in allseitige Berührung mit den die Reservestoffe speichernden Grundgewebszellen. Diese können daher um so leichter ihre Inhaltsstoffe in die Wasserbahnen hineinpresse, wenn es gilt, diese Stoffe möglichst rasch den in Entfaltung befindlichen Knospen zuzuführen. Die Wasserbahnen des sekundären Zuwachses bei den Dracaenen haben eine ganz ähnliche Ausbildung wie die des Holzes der Koniferen erhalten. Sie gleichen den Tracheiden der Koniferen auffällig in Gestalt, Wandstärke und Tüpfelung. Das ist wieder eine der vielen Analogien der Entwicklung, wie sie so oft im Dienste der nämlichen Funktion sich einstellen. — Auch nach der Rindenseite zu werden vom Kambiumring eines Dracaenenstammes neue Zellen in radialen Reihen abgegeben, doch stellt sich deren Bildung erst später ein, bleibt spärlich und erfolgt überhaupt nur in dem Maße, als nötig ist, um bei zunehmendem Stammumfang der Rinde ihre ursprüngliche Dicke zu erhalten. — Um die Wurzeln eines in die Dicke wachsenden Dracaenenstammes in die Möglichkeit zu versetzen, den sich steigenden Leistungsansprüchen zu genügen, werden auch sie durch sekundären Zuwachs verdickt und mit neuen Leitungsbahnen versehen. Ein Kambiumring stellt sich in ihnen innerhalb der an die Endodermis unmittelbar grenzenden Rinde ein und arbeitet dann nicht anders wie im Stamm. — Wie leistungsfähig dieses Dickenwachstum der Drachenbaumstämme ist, das lehrt am besten das Verhalten des „echten“ Drachenbaums oder Blutbaums (*Dracaena draco* L.), der das blutrote Harz liefert, das als Drachenblut bekannt ist. Man trifft mächtige Stämme von ihm noch auf Tenerife, der stärkste der Jetztzeit ist der Drachenbaum von Icod de Los Vinos, der über 12 m Umfang dicht über dem Boden mißt. So mächtig ist er trotzdem nicht, wie der einst berühmte Drachenbaum von Orotava, den Alexander von Humboldt 1799 auf Tenerife bewunderte, und der über 14½ m Umfang bei einer Höhe von gegen 20 m maß. Dieser Baum wurde hohl in seinem Innern und seine 4 m weite Höhlung beschleunigte wohl sein Ende. Er brach 1807 bei einem Sturm zusammen und im nächsten

Dickenwachstum  
der Wurzeln der  
Drachenbäume.

Der Drachen-  
baum von Oro-  
tava.

Jahr zerstörte Feuer den Stumpf. Dieser Baum war den Spaniern schon 1492 durch seine Größe aufgefallen und galt daher als sehr alt. Man schätzte ihn, ohne bestimmte Anhaltspunkte zu haben, auf 6000 Jahre und hielt ihn auch wohl für den ältesten Baum der Welt. Das Volk neigt stets dazu, das Alter auffällig starker Bäume zu überschätzen, und so war es auch in diesem Fall. Vergleichende Messungen in den letzten Dezennien haben ergeben, daß die Drachenbäume verhältnismäßig rasch wachsen, und daß man wohl das Alter jenes berühmten Baumes auf ein Zehntel der ihm zugedachten Jahre reduzieren müßte. Neuerdings hat man festgestellt, daß auch bei den durch Kambiumtätigkeit in die Dicke wachsenden Monokotylen der periodische Wechsel von Trieb- und

Ruhezeit den Bau des Holzes beeinflusst und sich in Zonenbildung äußert; also werden sich in Zukunft vielleicht die Zonen zählen und das Alter der Drachenbäume genau bestimmen lassen.

Solche dem Jahreszuwachs entsprechende Zonen sind in ausgeprägter Weise im Stamm aller unserer Nadelhölzer und der allermeisten dikotylen Holzgewächse gegeben. Der sekundäre Zuwachs wird bei ihnen freilich in ganz anderer Weise als bei den baumartigen Liliifloren eingeleitet. Wir erinnern uns, daß die Nadelhölzer und Dikotylen offene Gefäßbündel (Fig. 52, 54) haben, d. h. solche, die einen primären Meristemstreifen zwischen Gefäßteil und Siebteil behalten. Zudem wird uns noch gegenwärtig sein, daß die Gefäßbündel dieser

Das Dickenwachstum der Nadelhölzer und Dikotylen.

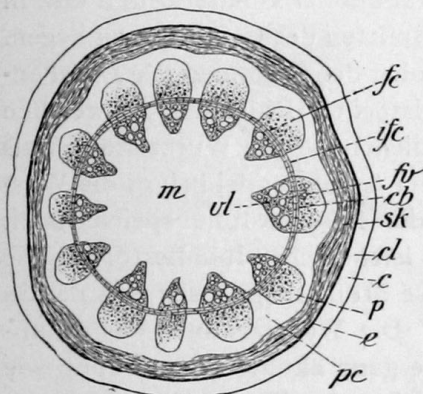


Fig. 61. Querschnitt durch einen 5 mm dicken Zweig von *Aristolochia Sipho*. *m* Mark, *fv* Gefäßbündel, und zwar *vl* Gefäßteil, *cb* Siebteil, *fc* Faszikularkambium, *ifc* Interfaszikularkambium, *p* Kribralparenchym an der Außenseite des Siebteils, *pc* Perizykel, *sk* Sklerenchymring, *e* Stärkescheide, *c* primäre Rinde, in dieser *cl* Kollenchym. Vergr. 9.

Pflanzen im Stengel zu einem Kreise angeordnet sind und seitlich durch Grundgewebestreifen getrennt werden, die wir als Markstrahlen bezeichnet haben. Zwecks sekundären Wachstums versetzt sich der Meristemstreifen der Gefäßbündel in erneuerte Tätigkeit (Fig. 62) und bildet, indem er sich tangential teilt, sowohl nach innen wie nach außen radiale Reihen von Gewebezellen.

Faszikulares und interfaszikulares Kambium.

Von den Rändern dieses Meristemstreifens, welcher der zuvorigen Definition gemäß ein Kambiumstreifen geworden ist, breiten sich die Zellteilungsvorgänge über einen Gewebestreifen der angrenzenden Markstrahlen aus, überbrücken diese und ergänzen so durch Einschaltung von Folgemeristemen der Interfaszikularkambien (Fig. 62 *ic*) zwischen die Faszikularkambien, d. h. die Kambien der Gefäßbündel, diese zu einem geschlossenen Ringe (Fig. 61 *fc*, *ifc*). Dieser Ring erzeugt nunmehr innerhalb der Gefäßbündel nach innen neue Formelemente des Gefäßteils, nach außen solche des Siebteils; innerhalb des Markstrahls bildet er in beiden Richtungen neue Markstrahlzellen (Fig. 62). Alles Gewebe, das vom Kambiumring nach innen abgegeben wird, faßt man als Holz, alles Gewebe, das er nach außen bildet, als Bast, bzw. auch als sekundäre Rinde, zusammen (Fig. 63). Was den Gefäßteilen hinzugefügt wird, heißt im besondern noch Holz-

Holz und Bast.



stränge, was an die Siebteile anschließt, Baststränge. In dem Maße, als die Breite der Holz- und Baststränge zunimmt, schaltet der Kambiumring neue Markstrahlen ein (Fig. 63 *ms*). Diese haben nicht die Höhe der primären Markstrahlen, eine Höhe, die durch den Gefäßbündelverlauf bestimmt war und sich über ganze Stengelglieder erstrecken konnte, sie stellen vielmehr nur verhältnismäßig niedrige, radial verlaufende Bänder dar, deren inneres Ende im Holz, deren äußeres Ende im Bast liegt, und die um so weniger tief in beide hineinragen, je später sie eingeschaltet worden sind. Man hat sie „sekundäre“

Markstrahlen genannt, richtiger sollten sie „Holz-Baststrahlen“ heißen, da sie nicht bis zum Mark reichen. — In unseren Breiten wird die Kambiumtätigkeit periodisch durch den Winter unterbrochen. In einem milderen Klima kann ein regelmäßiger

Wechsel feuchter und trockener Zeiträume eine ähnliche Wirkung

ausüben. Alljährlich beim Wiedererwachen der Vegetation, beginnt das Kambium unserer gymnospermen und dikotylen Holzgewächse sich wieder zu regen, um neue Wasserbahnen für das Laub der sich entfaltenden Sprosse zu schaffen. Das junge Holz fügt sich dem älteren an; seine wasserleitenden Formelemente zeichnen sich durch Weitlumigkeit aus. Sind die Transpirationsbedürfnisse des neu entfalteten Laubes gedeckt, so bildet das Kambium weiterhin vorwiegend englumigere, für mechanische Leistungen entsprechender ausgestattete Formelemente, um den steigenden, longitudinalen Druck, den die zunehmende Last der Baumkrone auf den Stamm ausübt, den Anforderungen somit, die an reine

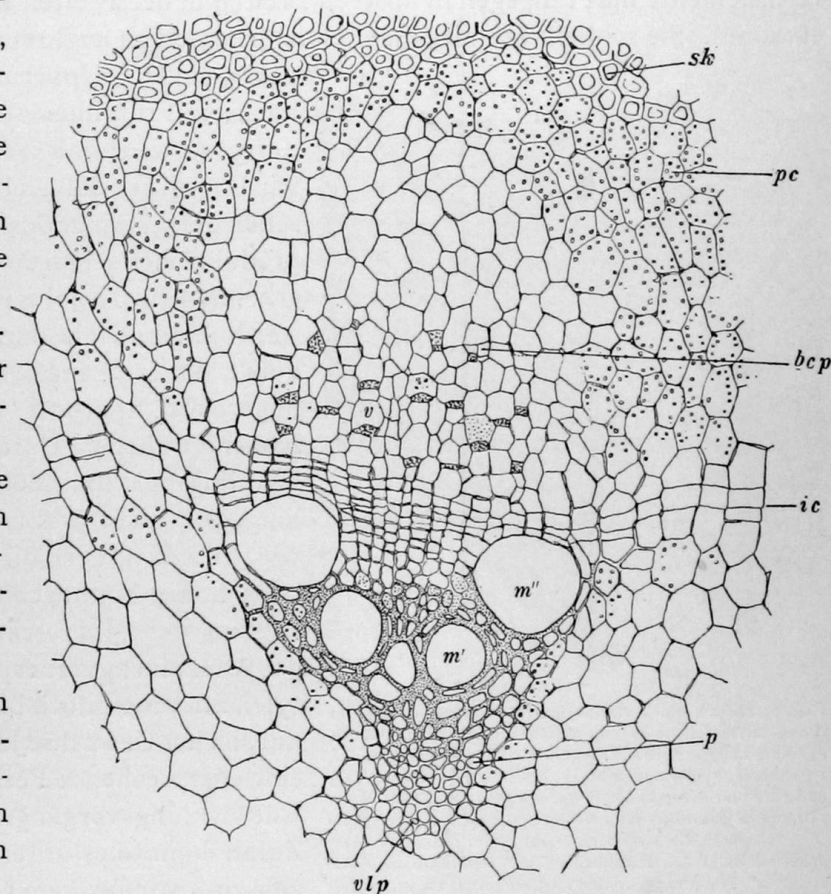


Fig. 62. Querschnitt durch einen Zweig von *Aristolochia Sipo* im ersten Jahre seiner Entwicklung, ein Gefäßbündel nach begonnener Kambiumtätigkeit zeigend. *p* Valsparenchym, an dem Innenrande des Valsalteils, *vlp* Valsalprimanen, *m'* und *m''* behöft getüpfelte Gefäße, *ic* Interfaskikularkambium, sich aus dem Faskikularkambium fortsetzend, *v* Siebröhren, *bcp* Kribralprimanen, *pc* Gewebe des Perizykels, *sk* innerer Teil des Ringes aus Sklerenchymfasern. Vergr. 130.

Säulenfestigkeit gestellt werden, zu begegnen. Ist auch diesen Ansprüchen Genüge geleistet, so stellt das Kambium seine Tätigkeit nach der Holzseite ein und fährt nur noch fort, neue Formelemente nach der Bastseite abzugeben. Letzteres kann unter Umständen bis spät in den Herbst hinein dauern, so lange wie das Laub noch funktioniert, und die von ihm erzeugten Assimilate nach mehr Bahnen für ihre Abwärtsleitung und Speicherung verlangen. Die Bildung neuer Holzelemente hört hingegen in unseren Breiten in der zweiten Hälfte des August etwa auf. Sie schließt ab mit einem Holz, in welchem englumige Formelemente

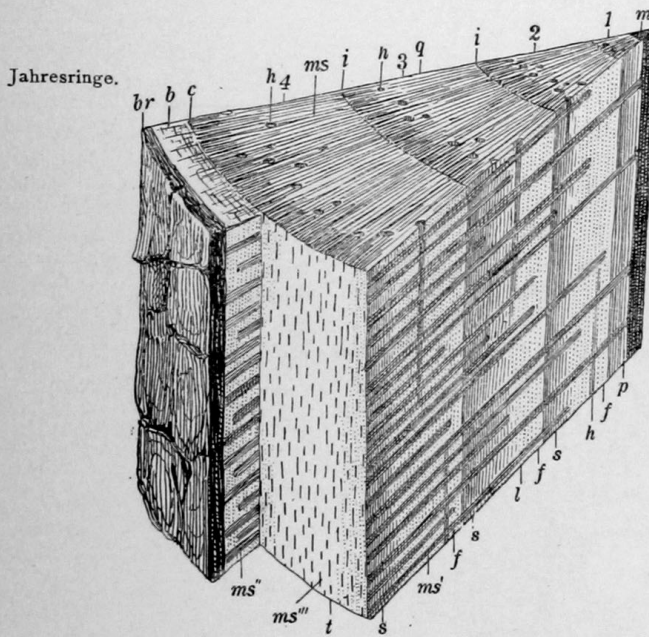


Fig. 63. Stück eines vierjährigen Stammteils der Kiefer (*Pinus silvestris*) im Winter geschnitten. *q* Querschnitts-, *l* radiale Längsschnitts-, *t* tangentiale Längsschnitts-, *f* Frühholz, *s* Spätholz, *m* Mark, *p* primäre Valsalteile, *1, 2, 3* und *4* die vier aufeinander folgenden Jahresringe des Holzkörpers, *i* Jahresgrenze, *ms* Markstrahlen in der Querschnittsansicht des Holzkörpers, *ms'* in der radialen Längsschnittsansicht des Holzkörpers, *ms'''* innerhalb der Bastzone, *ms'''* in der tangentialen Längsschnittsansicht, *c* Kambiumring, *b* Bastzone, *h* Harzgänge, *br* die außerhalb der ersten Peridermlage befindliche, der primären Rinde entsprechende Borke. Vergr. 6.

vorherrschten. Unvermittelt beginnt im nächsten Frühjahr dann wieder die Bildung von weitlumigerem Holz. Dadurch wird bewirkt, daß sich die Grenze zwischen den aufeinanderfolgenden Jahresproduktionen schon dem bloßen Auge zu erkennen gibt. Das im Frühjahr erzeugte weitlumigere Holz darf man als „Frühholz“, das im Sommer gebildete, englumigere als „Spätholz“ bezeichnen. Die früher übliche Unterscheidung von Frühlingsholz und Herbstholz läßt sich hingegen nicht wohl beibehalten, da, wie wir sahen, eben die Holzbildung bei uns schon im Sommer aufhört. Durch Abzählung der „Jahresringe“ erfährt man das Alter eines gymnospermen oder dikotylen Stammes, doch bilden die Stämme nur solcher Gewächse Jahresringe, denen eine entsprechende Periodizität in ihren Entwicklungsvorgängen zukommt. Der Zufall könnte es unter Umständen fügen, daß wir aus dem Querschnitt eines Stammstückes auf ein etwas zu hohes Alter desselben schließen. Denn wenn

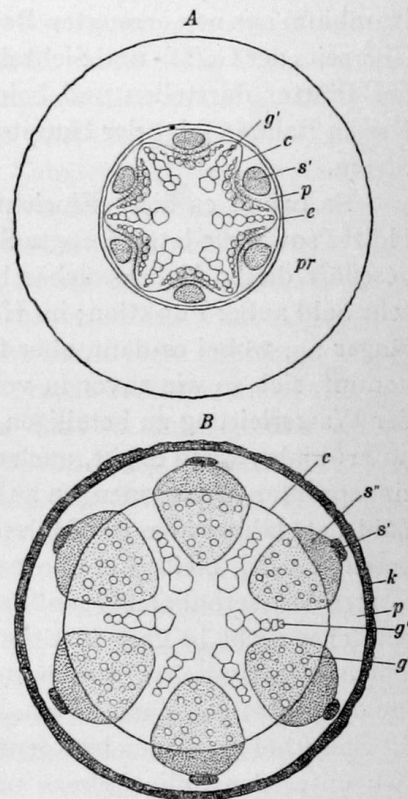
ein Baum bei uns im Frühjahr durch Frostscha den oder Raupenfraß sein Laub einbüßt, treibt er die für die nächste Vegetationsperiode bestimmten Knospen aus und belaubt sich von neuem. Durch diese Neubelaubung wird eine nochmalige Bildung von Wasserbahnen, also eine Verdoppelung der Jahresringbildung veranlaßt, die um so deutlicher hervortritt, je mehr Spätholz der ersten Wasserbahnanlage bereits folgte.

Aus der Abzählung der Jahresringe an einem Stammstücke, das uns vorliegt, erfahren wir selbstverständlich nur das Alter, welches die betreffende Stelle des Stammes erreicht hatte, nicht das Alter des ganzen Gewächses. Denn es ist klar, daß die Zahl der Jahresringe in dem Maße abnimmt, als wir uns dem Scheitel des Stammes bzw. seiner Äste nähern. Schließlich gelangen wir ja auf

solche Weise zu den Trieben des letzten Jahres, die entweder nur ihre primären Gewebe aufweisen oder in der Bildung ihres ersten Jahresringes begriffen sind. In Richtung der Vegetationspunkte keilen sich daher die Jahresringe nacheinander ihrem Alter entsprechend aus. Zu gleicher Zeit, wie der obere Rand eines Holzringes im Innern des Stammes endet, hört der gleichalterige Bastring, soweit er sich noch am Stamm befindet, an dessen Oberfläche auf.

Den Wurzeln der mit Dickenwachstum ausgestatteten Gymnospermen und Dikotylen kommt dieselbe Art des Dickenwachstums wie ihren Stämmen zu. Das Verhalten der primären Gewebe im Zentralzylinder solcher Wurzeln bringt es aber mit sich, daß bei ihnen der Ausgangspunkt des Dickenzuwachses ein anderer sein muß. Die Gefäß- und Siebteile stehen, wie wir wissen, getrennt voneinander im Kreise angeordnet. Primäre Meristemstreifen, die als Kambien in Tätigkeit treten könnten, sind nicht vorhanden. Der ganze Wachstumsvorgang muß somit sekundär eingeleitet werden. Es geschieht das, indem an der Innenseite jedes Siebteiles sich als Folgemeristem ein Kambiumstreifen bildet (Fig. 64 A, c). Dieser umfaßt sichelförmig den Siebteil. Die Ränder der einzelnen Kambien erreichen sich alsbald außerhalb der Gefäßstrahlen im Perizykel (Fig. 64 A). So ist ein voller Kambiumring da, der innere Einbuchtungen vor den Siebteilen, äußere Ausbuchtungen hinter den Gefäßstrahlen zeigt. Im Anschluß an die Siebteile bildet der Kambiumring Formelemente des Holzes nach innen, des Bastes nach außen (Fig. 64 B, g' u. s''). Jenseits der Gefäßstrahlen erzeugt er Markstrahlgewebe. Nach einiger Zeit der Tätig-

keit haben sich die Buchten am Kambiumring ausgeglichen (Fig. 64 B, c), und er erscheint kreisförmig wie im Stamm. Stücke älterer Wurzeln müßten dem bloßen Auge ein ganz ähnliches Bild wie Stammstücke darbieten. Die mikroskopische Untersuchung würde aber Anknüpfungspunkte für eine Unterscheidung beider abgeben. Denn man fände in der Mitte des Querschnitts einer Wurzel statt des dem Stamme zukommenden Markes deren primäre Gewebe wieder. In den meisten Fällen könnte auch die bedeutendere Weite der Holzelemente nicht unbemerkt bleiben, zudem vielfach auch die schwächere Markierung der Jahresringe. In Richtung der Vegetationspunkte nimmt, wie selbstverständlich, auch der Durchmesser der in die Dicke wachsenden Wurzeln ab; Holz- und Bast-ringe keilen sich an ihr nacheinander ebenso wie an den Stämmen aus.



Dickenwachstum der Wurzeln von Nadelhölzern und Dikotylen.

Fig. 64. Schematische Darstellung des Dickenwachstums einer dikotylen Wurzel. In A bedeutet *pr* primäre Rinde, *e* Endodermis. In A und B sind *c* Kambiumring, *g'* primärer Vascularstrang, *s'* primärer Siebstrang, *p* Perizykel. In B bedeuten außerdem *g''* sekundär erzeugtes Holz, *s''* sekundär erzeugten Bast, *k* Periderm.



Die Bahnen des  
Nährwassers und  
der Assimilate.

Berücksichtigen wir alle diese Verhältnisse, so ergibt sich aus ihnen für uns ein klares Bild der Bahn, welcher das aus dem Boden aufgenommene Wasser in einem gymnospermen oder dikotylen Holzgewächs folgt, um bis in die Blätter zu gelangen, so auch des Weges, den die in den Blättern erzeugten Assimilate einschlagen, um im Stamm abwärts zu wandern und schließlich selbst die äußersten Wurzelspitzen zu erreichen. Somit sind es die in jedem Jahr vom Kambium aus neu erzeugten Bahnen, welche eine ununterbrochene Fortsetzung einerseits der Gefäß- und Siebteile jüngster Wurzeln, anderseits der Gefäßbündel der Blätter darstellen und beide miteinander auf direktem Wege verbinden. Diesen Bahnen folgt der Hauptsache nach der aufsteigende und der absteigende Strom.

Splinthölzer und  
Kernhölzer.

So bringt es diese Einrichtung mit sich, daß der jüngste Jahresring des Holzes sowie die letzterzeugte Schicht des Bastes am meisten für das Leitungsgeschäft dieser Holzgewächse beansprucht werden. Ältere Bastzonen treten sehr bald außer Funktion; im Holze hingegen hält die Tätigkeit der Jahresringe länger an, wobei es dann aber freilich auch bei ihnen nicht sowohl darauf ankommt, sich so wie zuvor in vollem Maße an dem ununterbrochenen Geschäft der Wasserleitung zu beteiligen, als vielmehr zur Zeit erhöhter Anforderungen im Frühjahr, wenn es gilt, auch die als „Blutungssaft“ in die Wasserbahnen eingepreßten Wassermengen zu bewältigen, entsprechende Hilfe zu leisten. Die Zahl der Jahresringe des Holzes, die an aller dieser Arbeit der Wasserleitung beteiligt wird, bleibt bei alledem eine beschränkte. Ihren außer Tätigkeit gesetzten Wasserbahnen gegenüber verhalten sich zudem die verschiedenen Holzgewächse nicht in übereinstimmender Weise. Die einen lassen sie im wesentlichen so fortbestehen, wie sie zuvor waren, die andern richten sie entsprechend für den untätigen Zustand ein. Zu den erstgenannten Holzgewächsen gehören die Splinthölzer, zu den letztgenannten die Kernhölzer. Die Rotbuche befindet sich unter den Splinthölzern und kann uns über deren Verhalten aufklären. Untersucht man, von außen nach innen fortschreitend, die immer älter werdenden Jahresringe ihres Holzes, so bemerkt man keine andere auffällige Veränderung als die, daß die Zahl der lebendigen Zellen in den Markstrahlen und dem Holzparenchym langsam abnimmt. In einem 124 Jahre alten Stammstück der Rotbuche, das ich untersuchte, waren noch im 80. Jahresring von außen vereinzelte, lebendige Zellen anzutreffen, weiter nach innen zeigten sie nur noch gebräunten, abgestorbenen Inhalt. Im übrigen hatte das Holz sein früheres Aussehen bewahrt und nur etwas rötliche Färbung angenommen. Wie anders wäre uns ein Kernholz bei entsprechender Untersuchung entgegengetreten! Seinen meist schon an der dunkleren Färbung kenntlichen Kern hätten wir gegen den helleren „Splint“ scharf abgesetzt gefunden und zudem festgestellt, daß alle seine Zellen tot sind. Die letzte Tätigkeit der noch lebenden Zellen in einem Jahresringe, der in Kernholz übergeht, besteht darin, die Wasserbahnen abzuschließen, bzw. zu verstopfen, meistens auch die sämtlichen Zellwände mit bestimmten Stoffen zu imprägnieren. Das wird bei den Gymnospermen in anderer Weise als bei den Dikotylen erreicht. Die Gymnospermen verkleben mit Harz

die Hoftüpfel ihrer Wasserbahnen; die Dikotylen verstopfen die Hohlräume dieser Bahnen mit „Kerngummi“, lassen außerdem die lebenden Zellen, welche an die Wasserbahnen grenzen, durch die Tüpfel als sogenannte „Thyllen“ in sie hineinwachsen und sie mit Gewebe ausfüllen. Zur Imprägnierung der Zellwände benutzen sie verschiedene Substanzen, vor allem aber Gerbstoffe, und es sind die Oxydationsprodukte der letzteren, welche den Kernhölzern ihre dunkle Farbe verleihen. So wird das Kernholz unserer Eiche braun, so das Ebenholz (*Diospyros*) schwarz. Auch bestimmte Farbstoffe, welche die Chemiker der Flavongruppe zuzählen, nehmen in ganz bestimmten Fällen an der Färbung des Kernholzes teil. Diesem Umstande verdanken wir die technisch wichtigen Farbhölzer. Zu ihnen gehört das Blauholz oder Campeche (*Haematoxylon campechianum* L.) mit rotem Kern, der das Hämatoxylin liefert, das rote Sandelholz (*Pterocarpus santalinus* L. fil.), aus dessen dunkelrotem Kern das Santalin, das Fernambukholz, Rotholz (*Caesalpinia echinata* Lam.), aus dessen rotem Kern das Brasilin, endlich das Gelbholz (*Chlorophora tinctoria* Gaud.), aus dessen gelbem Kern das Morin gewonnen wird. Es braucht bei alledem ein Holz, das im übrigen die Merkmale eines Kernholzes aufweist, nicht durchaus anders als der Splint gefärbt zu sein. So verhält es sich bei den Weiden. Im allgemeinen läßt sich behaupten, daß Kernhölzer, welche die Farbe des Splintes behalten haben, gegen spätere Zersetzung schlecht geschützt sind. Es fehlt ihnen die hierzu erforderliche, antiseptische Imprägnierung, wie sie durch Harze und Gerbstoffe verliehen wird. Daher sehen wir, daß Weiden im Alter so leicht hohl werden. Je besser eine Pflanze ihr Kernholz imprägniert hat, um so wertvoller ist dieses für uns. Ein solches Holz zeichnet sich für gewöhnlich auch durch besondere Dichte, Härte und meist auch Festigkeit aus. Die Imprägnierung schützt es vor den schädigenden Wirkungen der Atmosphärien und den Angriffen der niederen und auch höheren Organismen. Hölzer, die von Natur nicht imprägniert sind, sucht dann wohl der Techniker für sich nutzbar zu machen, indem er sie mit antiseptisch wirksamen Stoffen, so mit Kupfersulfat, Chlorzink und Teerölen, meist unter Anwendung eines starken Druckes, tränkt. Ein Splintholz, wie die Rotbuche, läßt sich bei einem solchen Verfahren durch und durch imprägnieren, weil seine Wasserbahnen offen sind, der eingepreßte Stoff in sie gelangen und sich von ihnen aus auf das nächstangrenzende Gewebe verbreiten kann. Nicht so ein Kernholz. Soweit Splint an ihm vorhanden, wird dieser selbstverständlich völlig imprägniert, hingegen nicht der Kern, da seine Wasserbahnen verschlossen sind. Selbst bei Anwendung des stärksten Druckes, den die Imprägnierungsanstalten anzuwenden vermögen, bleibt die Imprägnierung des Kernholzes der Kiefer bei etwa 0,5 cm von der Oberfläche stehen und dringt noch weniger tief in das Kernholz der Eiche ein. — Daß ein bewurzelter Baum mit seinem Kernholz die Transpirationsbedürfnisse seines Laubes nicht zu decken vermag, das läßt sich durch einen einfachen Versuch feststellen. Man braucht nur im Umkreis seines Stammes einen Sägeschnitt zu führen, der bis auf das Kernholz reicht, damit das Laub alsbald welke. Würde man eine Robinie (*Robinia pseud-acacia* L.) unserer Gärten, die sogenannte Akazie, zu

Künstliche Holz-  
imprägnierung.

dem Versuche wählen, so brauchte der Ringschnitt nur einige Zentimeter tief zu sein, weil der Splint dieses Baumes eine nur sehr geringe Mächtigkeit besitzt. Da zudem das zarte Laub sehr rasch welkt, so würde die Folge des Einschnittes sich in kürzester Zeit schon geltend machen.

Alter der  
Mammutbäume.

Man kennt Bäume, die tatsächlich ein Alter von mehr als 4000 Jahren erreicht haben, bei denen man dieses Alter an den Jahresringen abgezählt hat. Es sind das die Mammutbäume (*Sequoia gigantea* Endl.), deren Entdeckung im Jahre 1850, in der Sierra Nevada Kaliforniens, großes Aufsehen erregte. An gefälltten Stämmen hatten amerikanische Forscher annähernd 4000 Jahresringe gezählt. Der deutsche Forstmann Heinrich Mayr berechnete auf Grund vergleichender Untersuchungen für den stärksten Baum, den er maß, und der in 4 m Höhe einen Durchmesser von 10,2 m hatte, ein Alter von 4250 Jahren. Man stellt sich kaum die gewaltigen Holzmassen vor, die ein solcher Baum erzeugt hat. Ein Stamm in Fresno, den Heinrich Mayr genau ausmessen konnte, dessen Höhe 102 m betrug, und der 2 m über dem Boden einen Durchmesser von 7 m, 34 m über dem Boden von 3,7 m aufwies, stellte tatsächlich dieselbe Holzmenge vor, wie sie von einem Hektar Wald unserer einheimischen Fichten in achtzig bis neunzig Jahren produziert wird. Beim Anblick eines solchen Baumriesen könnte man sich vorstellen, man habe ein Wesen vor sich, in welchem auch fertiggestellte Gewebezellen seit so enormer Zeitdauer funktionieren,

Lebensdauer  
pflanzlicher Ge-  
webezellen.

einer Zeitdauer, gegen die das Leben selbst der langlebigsten Tiere kurz erscheinen müßte. In Wirklichkeit liegt das Verhältnis aber anders. Auch die Zellen eines Mammutbaums, die aus dem embryonalen Zustand getreten sind, erreichen in Wirklichkeit nur ein Alter, das die Dauer des menschlichen Lebens nicht überschreitet, kaum mehr denn 80 Jahre. Schreiten wir in den Jahresringen des Stammes von außen nach innen fort, so gelangen wir bald aus dem Splint in das Kernholz und haben damit die nur noch aus toten Formelementen aufgebauten Stammteile erreicht. Ein 4000jähriger Mammutbaum stellt also ein aus toten Formelementen, deren Alter bis auf 4000 Jahre zurückreicht, aufgebautes Skelett dar, das von einem Gewebemantel bedeckt ist, in welchem Leben herrscht, in dem aber auch die langlebigsten Zellen kaum über 80 Jahre hinaus funktionieren. Anders die embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte, jene Zellen, die dort in fortgesetzter Vermehrung begriffen sind. Diese teilen

Kontinuität der  
embryonalen  
Substanz.

sich seit jener Zeit fort, in der durch einen Befruchtungsvorgang die diploide Keimzelle erzeugt wurde, die dem Baum den Ursprung gab, also unter Umständen seit mehr denn 4000 Jahren. Das Leben jeder embryonalen Zelle als solcher war aber stets kurz, denn jeder Teilungsschritt schuf eine neue Zellgeneration, die der vorhergehenden ein Ende machte. Doch die lebende Substanz setzte sich ununterbrochen durch alle diese embryonalen Zellgenerationen fort. Findet die Weiterentwicklung eines solchen pflanzlichen Vegetationspunktes schließlich doch ein Ende, so ist es nur, weil früher oder später ihr innere wie äußere Ursachen, am häufigsten wohl die Erschwerung des Stoffaustausches zwischen Wurzel und Gipfel, ein Ende bereiten. Von dem Wurzelstock mancher Stauden, die horizontal im Boden weiterwachsen und sich an ihrer Unterseite



bewurzeln, könnte man sich theoretisch eine endlose Fortentwicklung vorstellen. Die Länge des Weges, die ein solcher Wurzelstock im Boden zurücklegt, wird dann schließlich auch die Höhe der mächtigsten Baumriesen übersteigen müssen.

Das Kambium, dessen Tätigkeit unsere Holzgewächse mit sekundären Ge-  
 weben versorgt, wird von inhaltsreichen, zartwandigen Zellen gebildet, welche die Gestalt rechteckiger Prismen haben, deren Enden abwechselnd nach rechts und links zugeschärft sind. Innerhalb der sekundären Markstrahlen sind die Kambiumzellen kürzer als zwischen den Holz- und Baststrängen, weil, wenn ein neuer Markstrahl eingeschaltet wird, die Kambiumzellen der entsprechenden Stelle quere bzw. schräge Teilungen erfahren. Meist kommt dem Kambiumring eine dauernde „Initialschicht“ zu, d. h. eine Zellreihe, die als solche fortbesteht und durch Teilung Schwesterzellen nach innen oder außen abgibt. Diese letzteren Zellen teilen sich einmal, auch wohl einigemal, bevor sie zu Gewebezellen des Holzstrangs oder Baststrangs werden, sie gehen hingegen ohne Teilung in den Bau der Markstrahlen ein.

Über die Natur der sekundären Gewebe, welche das Kambium liefert, wollen wir uns an einem Beispiel, das wir den Gymnospermen, und einem solchen, das wir den Dikotylen entnehmen, zu unterrichten suchen.

Wir wählen unsere Kiefer (*Pinus silvestris* L.) für die Untersuchung aus, und zwar ein nicht zu dünnes Stammstück, weil die Größe der Formelemente im Stamm der Kiefer bis etwa zum 45. Jahre zunimmt, aus dieser uns aber Vorteile für das Studium der Einzelheiten erwachsen. Drei Schnittrichtungen (Fig. 63) sind notwendig, um eine körperliche Konstruktion des Gesehenen zu ermöglichen: ein Querschnitt (*q*), ein radialer Längsschnitt (*l*) und tangentielle Längsschnitte (*t*) in verschiedener Entfernung von der Oberfläche. Ein Querschnitt, der Holz und Bast in sich faßt (Fig. 65), bringt uns sofort die Eigenart des Koniferenholzes zur Erkenntnis. Wir sehen das Holz (Fig. 65 *s*, 66) aus radial aufeinanderfolgenden, annähernd rechteckigen Formelementen nur einer Art aufgebaut. Von Zeit zu Zeit setzt sich, nach Einschaltung einer radialen Wand, eine solche Reihe in zwei Reihen nach außen fort (Fig. 66, *a—aa*). Störungen im Verlauf der Reihen stellen sich dort ein, wo zwischen die dickwandigen Form-

Bau und Tätigkeit der Kambiumzellen.

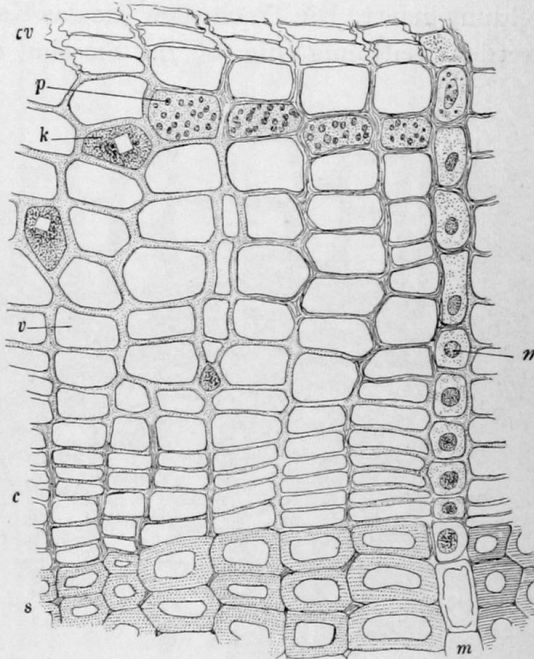


Fig. 65. Querschnitt aus dem Stamme der Kiefer (*Pinus silvestris*), den äußeren Rand des Holzkörpers, das Kambium und den angrenzenden Bast in sich fassend. *s* Spätholz, *c* Kambium, *v* Siebröhren, *p* Bastparenchym, *k* kristallführende Bastparenchymzelle, *cv* außer Funktion gesetzte Siebröhren, *m* Markstrahl. Vergr. 240.

Bau des Kiefernstammes.

elemente, aus denen sie bestehen, senkrechte, von einem Kranz dünnwandiger Zellen umgebene Interzellulargänge eingeschaltet sind (Fig. 66 *h*). In den dickwandigen Formelementen, die in radialen Reihen angeordnet sind, haben wir es mit Tracheiden zu tun, aus denen ein Nadelholz fast ausschließlich besteht. Außer diesen Tracheiden hat die Kiefer nur jene Holzparenchymstränge in ihrem Holzkörper aufzuweisen, welche die Interzellulargänge umhüllen. Der Interzellulargang (*h*) ist mit Harz erfüllt, er bildet einen „Harzgang“. Die ihn umgebenden Parenchymzellen führen Stärke, die das Material für die Harzbildung liefert. Die Tracheiden, die das Kambium (Fig. 65 *c*) im Frühjahr bildet, werden weitleumig (Fig. 66 *f*). Sie sind es, welche die meiste Arbeit bei der

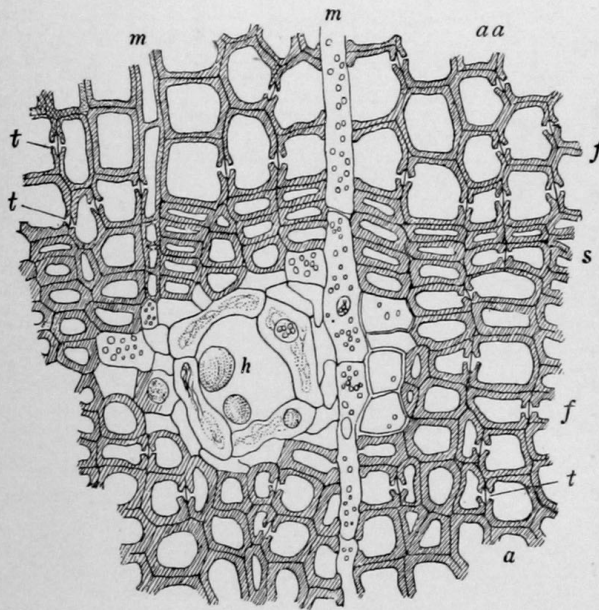


Fig. 66. Partie eines Querschnittes durch das Kiefernholz an einer Jahresgrenze. *f* Frühholz, *s* Spätholz, *t* Hoftüpfel, *aa* eine sich nach außen verdoppelnde Tracheidenreihe, *h* Harzgang, *m* Markstrahlen. Vergr. 240.

Wasserleitung leisten. Allmählich nimmt der radiale Durchmesser der Tracheiden im Jahresringe ab, während die Dicke ihrer Wand zunimmt (Fig. 66 *s*). Schließlich werden die Tracheiden des Spätholzes, die ganz vorwiegend nur noch mechanischen Aufgaben obliegen, auf ungefähr ein Drittel des radialen Durchmessers der Frühholztracheiden reduziert, während ihre Wand etwa anderthalbmal so dick, wie die jener ist. Entsprechend zarte Schnitte lassen die Hoftüpfel (Fig. 66 *t*) an den radialen Wänden der Tracheiden erkennen. Sie fallen durch ihre bedeutende, für Nadelhölzer charakteristische Größe auf, beanspruchen den größten Teil der Wandbreite und bilden nur eine

Reihe an ihr. Fänden wir sie in zwei bis drei Reihen angeordnet vor, so hätten wir daraus zu schließen, daß das Holzstück, das uns zur Untersuchung vorliegt, dem sekundären Zuwachs nicht des Kiefernstammes, sondern seiner Wurzel entstammt. Daß Wurzelholz sich durch bedeutende Weite seiner Formelemente auszeichnet, haben wir früher schon hervorgehoben. Nach dem Spätholz zu würden wir an einem Stammholzpräparat die Hoftüpfel in den an Weite abnehmenden Tracheiden sich auch entsprechend verengen sehen, zugleich feststellen, daß ihre Zahl dauernd abnimmt. Zwischen den Tracheidenreihen verlaufen die weit engeren, radial gestreckten Markstrahlzellen (Fig. 65 u. 66 *m*), die man früher oder später im Innern des Holzkörpers blind endigen sieht. An der äußeren Grenze des Holzkörpers gelangt man in das dünnwandige Kambium (Fig. 65 *c*). Zur Zeit der Vegetationsruhe grenzen dessen Zellen unvermittelt an die stark verdickten Tracheiden des Spätholzes (Fig. 65). Ist die Holzbildung im Gange, so hat man alle Zustände der Wandverdickung und Hoftüpfelbildung vor Augen. — Die

radiale Anordnung der Formelemente setzt sich aus dem Holz durch das Kambium in den Bast fort (Fig. 65). Die Zellwände verdicken sich an der Bastseite sehr rasch und bekommen dort ein mattweißes Aussehen. An den radialen Wänden der weitlumigeren Formelemente, entsprechend den Stellen, an welchen die Tracheiden ihre Hoftüpfel tragen, entwickeln sich Siebtüpfel. Denn die weiteren Formelemente (Fig. 65 *v*) des sekundären Zuwachses an der Bastseite sind Siebröhren. Tangentiale Bänder von Bastparenchym (*p*), die meist nur einschichtig sind, wechseln mit vielschichtigen Siebröhrenlagen ab. Die Bastparenchymzellen führen Stärke (*p*), in einzelnen Zellen Kristalle (*k*). Geleitzellen gehen, wie

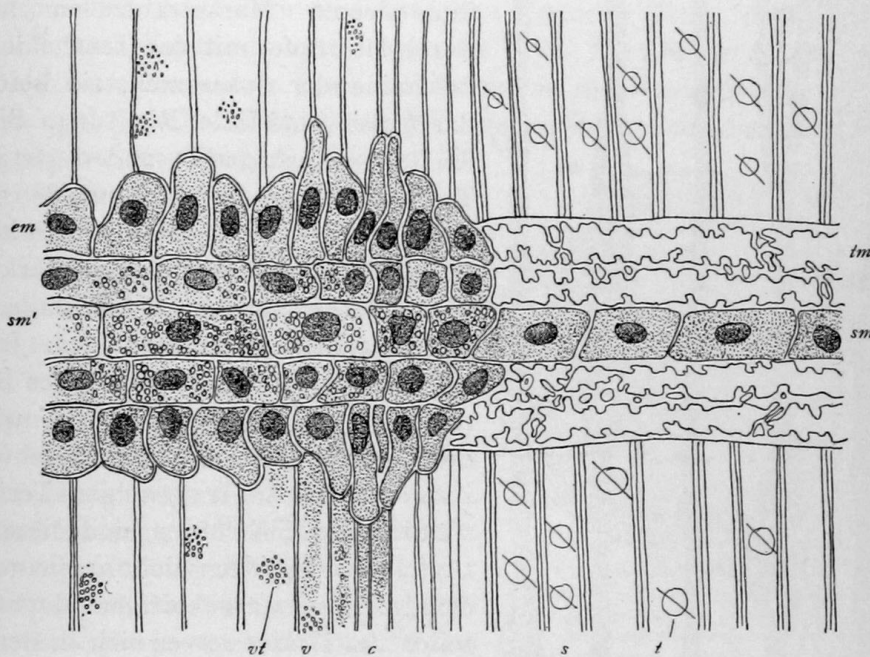


Fig. 67. Radialer Längsschnitt durch den Kiefernstamm, den Außenrand des Holzkörpers, das Kambium und den anschließenden Bast, sowie einen Markstrahl in sich fassend. *s* Spätracheiden. *t* Hoftüpfel, *c* Kambium, *v* Siebröhren, *vt* Siebtüpfel, *tm* tracheidale Markstrahlzellen, *sm* stärkeführende Markstrahlzellen im Holzkörper, *sm'* im Bastkörper, *em* eiweißführende Markstrahlzellen. Vergr. 240.

wir schon wissen, den Siebröhren der Gymnospermen ab. Nur eine verhältnismäßig enge Zone des Bastes ist mit funktionierenden Siebröhren versehen. Ein wenig weiter nach außen und die Siebröhren sind entleert, außerdem zusammengedrückt, ihre Wände gebräunt (Fig. 65 *cv*). Die zwischenliegenden Bänder der stärkehaltigen Zellen bleiben aber noch längere Zeit am Leben und schwellen nicht unbedeutend an. Dasselbe tun die stärkehaltigen Zellen der Markstrahlen innerhalb des Bastes, im Gegensatz zu den nicht stärkehaltigen, welche obliterieren. — Der radiale Längsschnitt (Fig. 67) führt uns an den Frühholztracheiden die Hoftüpfel in besonderer Schönheit vor. Man sieht sie jetzt in Frontansicht, und da erscheinen sie als Doppelkreise, indem ihre enge Mündungsstelle sich als zentraler kleiner Kreis, ihre Ansatzstelle an der primären Wand als äußerer großer Kreis zeichnet. In den engen Spätholztracheiden (*s*) wird die Mündungsstelle der Hoftüpfel (*t*) spaltenförmig und kommt schräg zu stehen. Die Länge der Tracheiden nimmt vom Frühholz zum Spätholz zu. Die



Markstrahlen präsentieren sich in ihrem ganzen Verlauf, und man sieht, daß sie aus Längsreihen von solchen Zellen bestehen, die lebendigen Inhalt und Reservestoffe, so die leicht nachweisbare Stärke führen (*sm*), und von andern, die leer sind und durch zackenförmig vorspringende Verdickungsleisten versteift werden (*tm*). Zwischen den lebenden Zellen und den Tracheiden sind große, einseitig behöfte Tüpfel angebracht. Durch die Schließhaut dieser Tüpfel pressen im Frühjahr die Markstrahlzellen gelöste Reservestoffe in die Wasserbahnen hinein, damit sie mit dem Wasserstrom als Blutungssaft möglichst rasch zu den

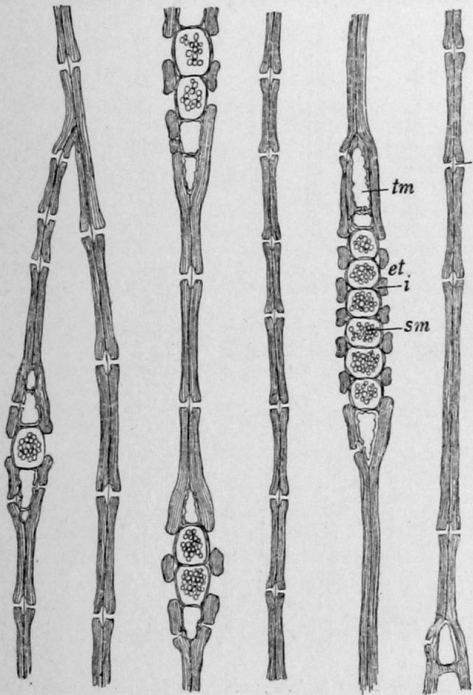


Fig. 68. Tangentialer Längsschnitt durch das Spätholz der Kiefer. *t* Hoftüpfel, *tm* tracheidale, *sm* stärkeführende Markstrahlzellen, *et* einseitig behöfte Tüpfel, *i* Interzellularen am Markstrahl. Vergr. 240.

sich entfaltenden Sprossen gelangen. Die inhaltsleeren Markstrahlzellen hängen durch Hoftüpfel mit den Tracheiden und untereinander zusammen, sie befördern das Wasser in radialer Richtung. Sie stellen Reihen niedriger, besonders gestalteter Tracheiden dar, die als Saum den Markstrahlen angefügt wurden. Auch können sie zwei übereinanderstehende Markstrahlen zu einem Markstrahl verbinden und eine Mittelreihe in diesem bilden. Jenseits des Kambiums (*c*), innerhalb des Bastes, zeigen sich an den radialen Seitenwänden der Siebröhren (*v*) die Siebtüpfel (*vt*) in Frontansicht. An den geeigneten Terminalwänden der Siebröhren sind diese Siebtüpfel zu Siebplatten dicht aneinander gedrängt. Die stärkehaltigen Markstrahlzellen des Holzes setzen sich in den Bast fort (*sm'*), und dort sieht man sie in den weiter nach außen gelegenen Partien kugelig anschwellen. Diejenigen Zellreihen, die an den Holzmarkstrahlen tracheidal

waren, gehen im Bast in protoplasmareiche Züge von Zellen (*em*) über, die longitudinal gestreckt und den Siebröhren angeschmiegt sind. Sie stellen Säume von Bastparenchym am Markstrahl vor und zeigen ähnliche Beziehungen zu den Siebröhren wie bei den angiospermen Pflanzen die Geleitzellen. Ihr enger Zusammenhang mit den Siebröhren macht sich dadurch kenntlich, daß sie gleichzeitig mit ihnen außer Funktion treten und zerquetscht werden. — An tangentialen Längsschnitten durch den Holzkörper (Fig. 68) bieten uns die halbierten Hoftüpfel (*t*) genau denselben Bau wie am Querschnitt. Das Ineinandergreifen der zugeschärften Enden der Tracheiden, durch welches der feste Verband dieser Formelemente gesichert wird, tritt, da er in tangentialer Richtung erfolgt, erst in dieser Ansicht deutlich vor. Die Zuschärfung der Spätholztracheiden ist weit stärker als jene der Frühholztracheiden; erstere keilen sich daher weit tiefer zwischeneinander ein. Die durchschnittenen Markstrahlen

sehen wie flache Linsen von wechselnder Höhe aus. Man kann feststellen, daß ihre lebendigen Zellen (*sm*) an den Kanten von Interzellularen (*i*) begleitet werden. Für die Durchlüftung der inneren Gewebe zu sorgen, allen lebendigen Zellen des Holzkörpers den atmosphärischen Sauerstoff zuzuführen, den sie zur Atmung, also zur Erhaltung des Lebens brauchen, ist nämlich auch eine Aufgabe, die den Markstrahlen zufällt. Daher die luftgefüllten Interzellularen, wegen ihres Luftgehaltes schwarz in den mikroskopischen Bildern erscheinend, sich ohne Unterbrechung von der Oberfläche des Stammes durch Bast und Kambium in das Holz verfolgen lassen. Die im Bast abwärts geleiteten, den Blättern entstammenden Assimilate finden in den lebenden Zellen der Markstrahlen ihren Weg zum Kambium und weiter zum Holz. Dort haben sie bei der Kiefer nicht nur diese Assimilate zur Frühjahrszeit in die Wasserbahnen zu pressen, sondern auch jene Parenchymstränge zu versorgen, welche die Harzgänge umgeben. Im tangentialen Längsschnitt fallen in Abständen auch stärkere Markstrahlen auf, die je einen in derselben Richtung wie sie, also radial verlaufenden Harzgang einschließen. Diese radialen Harzgänge stehen mit den longitudinalen der Holzstränge in Verbindung. So erklärt sich die Menge Harz, die an einem verwundeten Kiefernstamm herausfließt, und die man bestimmten Kiefernarten durch entsprechend angebrachte Wunden zwecks Terpentinengewinnung abzapfen kann.

Ich hoffe, daß aus der gegebenen Schilderung sich ein gewisser Einblick in den Bau eines Kiefernstammes und auch die Art, wie derartige Untersuchungen durch-

geführt werden, ergibt. Die anatomischen Daten, die man dabei gewinnt, können unter Umständen auch dem Zweck dienen, ein Stammstück zu bestimmen, dessen Ursprung man nicht kennt. Daß unser Stammstück einem Nadelholz angehörte, war ohne weiteres klar; da es Harzgänge führte, so konnte es beispielsweise nicht eine Edeltanne sein, da bei dieser Harzgänge fehlen. Aus den tracheïdalen Formelementen an den Markstrahlrändern ist auf eine Kiefernart im Gegensatz zu Fichte oder Lärche zu schließen, da letzteren solche Zellreihen an den Markstrahlen abgehen. Das Eibenholz würden wir an tertiären Schraubenbändern innerhalb der Tracheïden erkennen.

Als Beispiel des sekundären Zuwachses bei einem dikotylen Holzgewächs wähle ich die Linde (*Tilia ulmifolia* L.). Ich will mich aber für diese kürzer fassen und nur das hervorheben, was den Unterschied gegen das uns jetzt bekannte Nadelholz bedingt. Der Querschnitt durch den Stamm der Linde zeigt uns nicht lauter gleichartige Formelemente im Holzkörper wie bei der Kiefer, vielmehr solche von sehr verschiedener Gestalt und Weite, von abweichendem

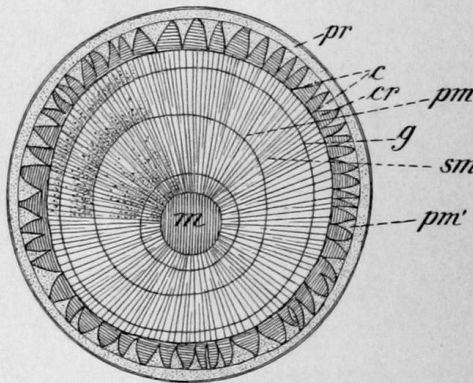


Fig. 69. Querschnitt durch einen im vierten Jahre stehenden Zweig der rüsterblättrigen Linde (*Tilia ulmifolia*). *pr* primäre Rinde, *c* Kambiumring, *cr* Bast, *pm* primäre Markstrahlen, *pm'* äußeres, erweitertes Ende eines primären Markstrahls, *sm* sekundärer Markstrahl, *g* Jahresgrenze, *m* Mark. Vergr. 6.

Mikroskopische Unterscheidung der Nadelhölzer.

Bau des Lindenstammes.

Inhalt und von mannigfaltiger Tüpfelung. Demgemäß bekämen wir auch nicht Anordnungen dieser Formelemente in radialen Reihen zu sehen, müßten vielmehr feststellen, daß die geradlinige Anordnung der Gewebezellen, wie sie auch hier aus der Teilung der Kambiuminitialen sich ergibt, fast sofort verwischt wird, weil jede Gewebezelle anders wächst und verschiedenen Raum beansprucht. Als einzige Übereinstimmung mit dem Querschnitt des Kiefernstammes könnte uns somit nur auffallen, daß auch hier weiltumigere Elemente im Frühholz bei weitem vorherrschen (Fig. 69 u. 70). Dieser Umstand bedingt es, daß sich auch in diesem Holz die Jahresringe deutlich markieren und schon

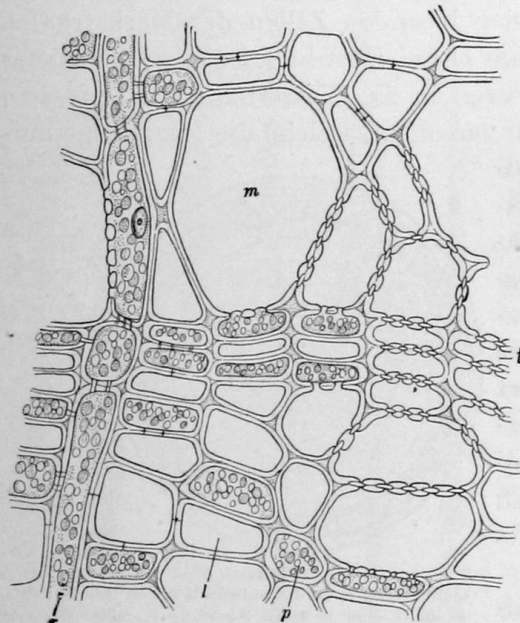


Fig. 70. Teil eines Querschnittes durch das Holz von *Tilia ulmifolia* an einer Jahresgrenze. *m* weites Tüpfelgefäß, *t* Tracheiden, *l* Holzfaser, *p* Holzparenchym, *r* Markstrahl. Vergr. 540.

dem bloßen Auge sichtbar sind. Eine eingehendere Untersuchung lehrt uns weiter, daß im Lindenholz Gefäße, d. h. Tracheen (Fig. 70 *m*), Tracheiden (*t*), Holzfasern (*l*) und Holzparenchymzellen (*p*) vertreten sind. Es ist also im Verhältnis zum Holz der Gymnospermen hier eine fortgeschrittene Arbeitsteilung zu verzeichnen. In die Arbeit der Wasserleitung, die bei der Kiefer sowie andern Gymnospermen nur von Tracheiden besorgt wird, teilen sich hier die aus verschmolzenen Zellreihen hervorgegangenen Gefäße und die Tracheiden, die nur je einer Ursprungszelle ihre Entstehung verdanken. Die mechanische Festigung des Holzkörpers, die bei der Kiefer denselben Formelementen wie die Wasserleitung zufiel, wird hier einem besonderen Form-

element, der „Holzfaser“ übertragen, die besonders zahlreich zwischen die andern Formelemente eingeschaltet ist. Zwar zeichnet sich die Holzfaser des bekanntlich recht weichen Lindenholzes nicht durch besonders starke Wandverdickung aus (Fig. 70 u. 71 *l*), zeigt im übrigen aber die charakteristischen Merkmale solcher Fasern. Denn sie ist langgestreckt, an beiden Enden zugespitzt (Fig. 71 *l*) und mit spärlichen, einfachen, d. h. unbehöften, spaltenförmigen, links aufsteigenden Tüpfeln versehen. Diese Holzfasern führen Luft. Die Holzparenchymzellen erkennt man schon im Querschnitt (Fig. 70 *p*) an ihrem protoplasmatischen Inhalt, meist auch an der Stärke, die sie führen. Sie bilden ununterbrochene Zellzüge (Fig. 71 *p*), die sich, wie auch sonst, stets den Wasserbahnen anschmiegen, mit denen sie durch halbbehöftete Tüpfel kommunizieren; untereinander hängen sie durch zahlreiche einfache Tüpfel zusammen. Jede Kambiumzelle teilt sich meist zweimal der Quere nach, um Holzparenchymzellen zu erzeugen; dementsprechend sind die Holzparenchymzellen in der Längsansicht kurz und zeigen sich rechteckig oder an einem Ende zugespitzt, je nachdem sie aus den Endzellen oder den mitt-



leren Zellen der geteilten Kambiumzelle, die ja an ihren Enden zugespitzt war, hervorgingen. — Die Tracheiden (*t*) sind schraubenförmig verdickt oder behöft getüpfelt, den Gefäßen (*m*) kommt außer den Hoftüpfeln ein sehr zartes, tertiäres Schraubenband zu. Mechanische Aufgaben können diesem dünnen Schraubenbande in den Gefäßen kaum obliegen, doch mag es für die Vorgänge des Wasseraufstiegs in Betracht kommen und möglicherweise den Wasserstrom in Schraubenrichtung längs der Wand auch dann ermöglichen, wenn eine Luftblase den Innenraum der Bahn versperrt. Denn es drängt sich beim Studium des so kunstvollen

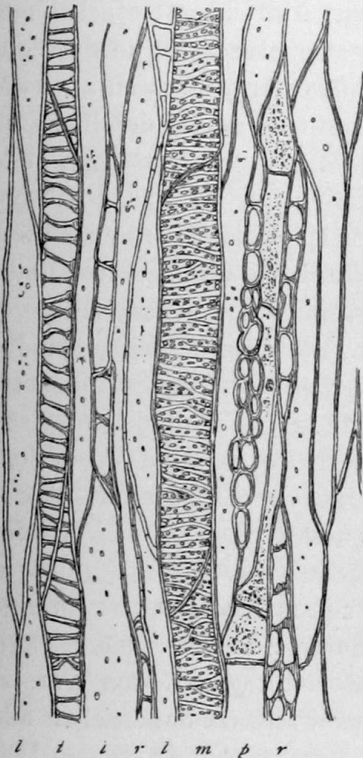


Fig. 71. Tangentialer Längsschnitt aus dem Holz von *Tilia ulmifolia*. *m* Tüpfelgefäß, *l* mit Schraubenbändern versehene Tracheiden, *p* Holzparenchym, *l* Holzfasern, *r* Markstrahlen. Vergr. 160.

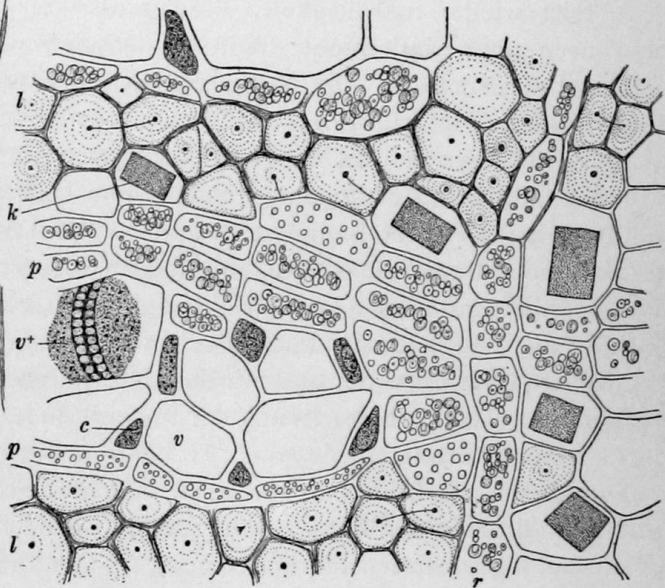


Fig. 72. Durchschnitt durch den Bast der Linde (*Tilia ulmifolia*). *v* Siebröhren, bei *v\** eine Siebplatte getroffen, *c* Geleitzelle, *p* Bastparenchym, *k* kristallführende Zellen des Bastparenchyms, *l* Bastfasern, *r* Markstrahl. Vergr. 540.

Baues, den das Holz der Bäume zeigt, die Überzeugung auf, daß auch nicht die geringste Struktur, das kleinste Tüpfelchen in ihm nutzlos sei. Alle Wasserbahnen stehen auch im Lindenholz, trotzdem sie in anders funktionierende Gewebe eingebettet sind, in direkter Verbindung. Im Spätholz fehlen Gefäße so gut wie vollständig, es führt dieses als Wasserbahnen nur enge Tracheiden. — Der Bast (Fig. 72) zeigt im Querschnitt eine Abwechslung dunkler und heller Zonen. Die dunkler erscheinenden enthalten einen Streifen, der aus Siebröhren (*v*) und ihren Geleitzellen (*c*) besteht und ihm nach innen und außen sich anschließenden Streifen von Bastparenchym (*p*), das Stärke, bzw. auch große Einzelkristalle von Kalziumoxalat (*k*), führt. Die Siebröhren (*v*) sind an ihrem weiten Lumen kenntlich. Es begleitet sie an einer Ecke ihre durch Protoplasma-reichtum ausgezeichnete Geleitzelle (*c*). Die hellen Zonen des Bastes bestehen

aus „Bastfasern“ (1), deren Wände weiß im Bilde glänzen und so stark verdickt sind, daß das Zellumen nur noch als sehr schwacher Punkt inmitten der Zelle erscheint. Diese Bastfasern der Linde sind, wie Längsschnitte lehren, bis 2 mm lang. Sie geben das bekannte Bindematerial der Gärtner, den „Lindenbast“ ab. Die Bezeichnung Bast rührt von ihnen her und wurde erst weiterhin auf den ganzen sekundären Zuwachs der gymnospermen und dikotylen Stämme übertragen. An radialen Längsschnitten treten die Siebplatten in den seitlich geneigten Terminalwänden der Siebröhrenglieder bei der Linde besonders deutlich vor. In Siebröhren, die außer Tätigkeit stehen, sind sie mit stark lichtbrechenden Kallusmassen belegt; diese können aufgelöst werden, und die Siebröhre tritt wieder in Tätigkeit. Länger als vier Jahre funktionieren aber die Siebröhren einer Linde nicht; dann werden sie mitsamt ihren Geleitzellen entleert und zerdrückt. — Die Markstrahlen (Fig. 70, 71 u. 72 r), die als radiale Bänder durch Holz und Bast laufen, haben einschichtige Ränder, in ihrem mittleren Teil werden sie hingegen oft mehrschichtig. Die Zellenzüge ihrer Ränder sind höher, sie hängen durch einfache Tüpfel untereinander, durch halbbehöfte mit den Wasserbahnen zusammen. An letztere geben sie ihre Reservestoffe ab, so daß man sie oft sehr inhaltsarm antrifft. Die inneren Zellreihen der Markstrahlen sind niedriger, in Richtung des Radius gestreckt, ohne Tüpfelverbindung mit den Wasserbahnen, doch durch einfache Tüpfel mit den höheren Randzellen, untereinander und mit dem Holzparenchym der Stränge verbunden. Sie dienen der Weiterbeförderung der Assimilate in radialer Bahn innerhalb des Markstrahls, übermitteln sie an das Holzparenchym, mit dem sie ein zusammenhängendes Ganzes bilden, und zeigen sich mit Stärke vollgepfropft, auch in Zeiten, wo diese in den höheren Markstrahlzellreihen ganz fehlt. Also liegt eine Arbeitsteilung in diesen Markstrahlen vor, ihre inneren Zellreihen dienen Leitungszwecken, die des Randes einer Förderung der Beziehungen zu den Wasserbahnen. Im Bast hört diese Sonderung im Markstrahl auf, da haben eben alle Markstrahlzellen nur die eine Aufgabe zu erfüllen, Reservestoffe von den Leitungsbahnen des Bastes zu übernehmen, und sie radial zum Kambium und weiter zu befördern. Auch die Markstrahlen der Linde werden auf ihrem ganzen Wege von luftführenden Interzellularen begleitet.

Verschiedenheit  
des Baues  
der Dikotylen-  
stämme.

Im übrigen herrscht, innerhalb der möglichen Grenzen, im Aufbau des Holzes und des Bastes der Dikotylen nicht geringe Mannigfaltigkeit, die vielfach die Ermittlung einer Pflanzenart oder doch der Gattung, unter Umständen freilich nur der Familie, nach dem Holzbau ermöglicht. Die Verschiedenheit der in die Zusammensetzung des Holzes eingehenden Formelemente, ihre Verteilung, im besondern die des Holzparenchyms, das in dem einen Falle die Wasserbahnen ganz umhüllt, in dem andern sich in Bändern ihnen anschmiegt, die Weite der Gefäße und anderes mehr bieten für eine Bestimmung die erwünschten Anknüpfungspunkte. — Verschieden ist der Ursprung der Formelemente, denen die besonderen Aufgaben der Festigung im dikotylen Holze zugefallen sind. Bei der Linde und vielen andern Holzgewächsen kann man aus der einfachen Tüpfelung der Holzfasern und aus Mittelformen zwischen ihnen und dem

Holzparenchym den Schluß ziehen, daß sie phylogenetisch von diesem abstammen; bei der Eiche, der Rotbuche verraten die mechanischen Formelemente hingegen tracheidalen Ursprung, denn sie sind durch Übergänge mit den Tracheiden verbunden und besitzen Tüpfel, die noch Reste eines Hofs verraten. Die mechanischen Elemente werden somit bei der Eiche, der Buche und andern verwandten Holzgewächsen durch sehr englumig gewordene, stark verdickte Fasertracheiden geliefert. — Manche Holzarten, wie Weiden, Pappeln, zahlreiche Leguminosen haben aus ihren Wasserleitungsbahnen die Tracheiden ganz ausgeschaltet und befördern das Wasser nur noch in Gefäßen. Bei den Magnoliaceen und Nächstverwandten gibt es andererseits einige wenige Gattungen, die den für Dikotyle merkwürdigen Fall darbieten, daß ihr Holz, wie bei einer Konifere, nur aus in Reihen angeordneten Tracheiden besteht. Es mag sich dabei um Reliquien aus alter Zeit handeln. Selbstverständlich zeigen die verschiedenen Holzgewächse auch im Bau ihres Bastes nicht unwesentliche Differenzen. Siebröhren dürfen im Bast ebensowenig wie die Wasserbahnen im Holze fehlen, allein ihr Bau zeigt oft charakteristische Eigenheiten. Zu diesen kommen hinzu die Unterschiede in der Verteilung der Bastparenchyme, dem Fehlen, dem Vorhandensein und der Art der Ausbildung der mechanischen Bestandteile.

Der sekundäre Zuwachs, wie wir ihn im Stamme der Kiefer und der Linde kennen lernten, ist der allgemein verbreitete und wird daher als der „typische“ bezeichnet. Ihm werden die anders sich verhaltenden, seltenen Fälle als „atypische“ gegenübergestellt. Zu ihnen gehören unter anderem jene, in welchen die Tätigkeit des Kambiumringes nach einiger Zeit aufhört, und ein neuer Kambiumring als Folgeremistem außerhalb der Bastzone, meist im Perizykel des Zentralzylinders oder einem von ihm abstammenden Gewebe auftaucht. Ein solcher neuer Kambiumring bildet nach innen Holz, nach außen Bast, um auch seinerseits nach einiger Zeit die Tätigkeit einzustellen und einem zweiten, außen gelegenen Kambiumring die weitere Arbeit zu überlassen. Ein so erzeugter Stamm weist konzentrische Holz-Bastringe in seiner Zusammensetzung auf. So würden wir den Stamm einer *Cycas* gebaut finden, jener Gymnosperme, die man oft in unseren Gewächshäusern antrifft, und deren Blätter, bei Begräbnissen benutzt, fälschlich als Palmenwedel gelten. Eine Anzahl dikotyler Pflanzenfamilien, wie Chenopodiaceen, Amarantaceen, Phytolaccaceen, Loranthaceen u. a. weist die nämliche Eigenart des Verhaltens auf. Am meisten fallen aber Besonderheiten des Baues bei den Lianen auf, jenen Schlingpflanzen der tropischen Urwälder, an deren Stämme ungewohnte Aufgaben herantreten. Ihre Stämme werden wie Taue auf Zugfestigkeit beansprucht, zugleich müssen sie in hohem Maße biegungsfest sein. Diese Fähigkeiten erlangen sie vornehmlich durch Zerklüftung ihres Holzkörpers, indem dessen Parenchyme in Teilung eintreten und so die kompakte Holzmasse in zahlreiche Stränge zerlegen. Bei manchen Bignoniaceen begnügt sich der Holzkörper mit vier Einschnitten, die dadurch entstehen, daß an vier symmetrisch verteilten Stellen der Kambiumring aufhört, Holz nach innen zu bilden und nur noch Bast an seiner Außenseite erzeugt. Dadurch entstehen vier Bastkeile, die, ohne mit dem Holzkörper verbunden zu

Ungewohnter  
Bau dikotyler  
Stämme und  
Wurzeln.



sein, in diesen hineinschneiden. Beim Uneingeweihten erweckt es wohl einige Verwunderung, wenn er auf dem Querschnitt durch eine solche Liane ein scharf gezeichnetes, dunkles Kreuz zum Vorschein kommen sieht.

Maserbildung.

Auf ganz anderen Ursachen wie der ungewohnte Bau der eben geschilderten Stämme beruht die Maserbildung, die bei verschiedenen unserer Holzgewächse, besonders bei Laubhölzern, sich als Abnormität einstellt. Ein gemasertes Holz weist einen stark verbogenen und verschlungenen Verlauf seiner Formelemente auf. Diese Erscheinung kann veranlaßt sein durch Wundreiz, Parasiten, den Druck dicker werdender Seitenäste oder endlich auch durch eine aus unbekannten Ursachen veränderte Kambiumtätigkeit. Damit ist unter Umständen starke Holzwucherung verbunden, die zur Bildung von knollen- und beulenförmigen Auswüchsen an den Stämmen führt. Durch gedrängte Adventivknospenbildung, wie sie besonders nach Verwundung sich einstellt, wird grobe Maserung erzeugt, feine Maserung geht vornehmlich aus der starken Anschwellung von Markstrahlen hervor. In der Holzindustrie werden schöne Maserungen überaus geschätzt. Gemaserte Platten des nordafrikanischen Nadelholzes *Callitris quadrivalvis*, welches sich zudem durch seinen Wohlgeruch auszeichnet, wurden schon zur Römerzeit mit ganz außerordentlichen Preisen erstanden. Auf elfenbeinernen Säulen als Monopodien bildeten sie den Gegenstand der Prachtliebe römischer Großen.

Dickenzuwachs  
immergrüner  
Laubblätter.

Die sekundäre Tätigkeit primärer Meristemzonen der offenen Gefäßbündel von Gymnospermen und Dikotylen ist nicht ganz ausschließlich auf die Stammteile dieser Gewächse beschränkt. Sie kann sich auch in immergrünen Blättern dort einstellen, sofern diesen eine längere Lebensdauer zukommt. Sie hält sich aber stets in sehr bescheidenen Maßen und beschränkt sich darauf, etwas Holz und Bast den auch weiterhin isoliert bleibenden Gefäßbündeln hinzuzufügen. Das ist selbst bei denjenigen Blättern der Fall, die am längsten leben. Das sind die Nadeln mancher Koniferen, die bis sieben Jahre am Stamme verharren. Die Blätter immergrüner Dikotylen halten meist nicht länger als zwei Vegetationsperioden aus.

Verhalten der  
äußeren Gewebe  
während des  
sekundären Zu-  
wachses  
im Stamminnern.

Es ist klar, daß die Einschaltung neuer Gewebe im Innern eines Pflanzenteils dessen äußere Gewebe, sofern sie nicht in gleichem Maße sich vergrößern, in Spannung versetzen und schließlich sprengen muß. Eine dauernde Vermehrung der Zellen der primären, äußeren Gewebe durch Teilung findet nur bei verhältnismäßig wenigen Pflanzen statt und spielt sich auch dann nur selten ganz glatt ab. Bei verschiedenen Rosen, echten Akazien, sog. Stechpalmen, d. h. Ilexarten, bestimmten Ahornarten folgt, eine größere oder geringere Anzahl von Jahren, die primäre Rinde dem sekundären Zuwachs im Innern, wobei auch die Oberhaut standhält und nur die rissig werdenden und zerbröckelnden Verdickungsschichten ihrer Außenwände durch Hinzufügung immer neuer Verdickungsschichten von innen aus ergänzt. Bei den Misteln (*Viscum album* L.), jenen grünen Halbschmarotzern, die auf unseren Bäumen wachsen, sind auch die ältesten Stammteile noch grün. Die primären Gewebe bleiben an deren Oberfläche erhalten, ohne daß freilich die Oberhaut unversehrt fortzubestehen ver-

mag. Zwar folgen die Epidermiszellen durch fortgesetzte Teilungen der Umfangzunahme der Oberfläche, und sie ersetzen ihre schadhaft gewordenen, äußeren Verdickungsschichten durch neue, aber schließlich werden sie doch an verschiedenen Stellen gesprengt und desorganisiert, und nächsttiefere, sich entsprechend verdickende Rindenzellen treten an ihre Stelle. In der primären Rinde und dem Perizykel gelingen die Ausbesserungen mit Hilfe von Zellteilung, Zellwachstum und Zellwucherung meist besser, so daß diese Gewebe länger ausharren als die Oberhaut. Lehrreich ist es zu verfolgen, wie auch ein geschlossener Ring aus Sklerenchymfasern, wie ihn die großblättrige Osterluzei (*Aristolochia Sipho* L'Hérit.), diese von uns oft kultivierte Schlingpflanze, in ihrem Perizykel besitzt, zunächst repariert wird. Im dritten Jahre nach begonnener Kambiumtätigkeit im Innern erfolgt unter dem Druck der neu entstandenen Gewebe die Sprengung dieses Ringes. Die angrenzenden Parenchyme wachsen in die Lücken hinein, um sie zu füllen. Sie verwandeln sich dort teilweise in Steinzellen, um dem Sklerenchymring, so lange wie noch möglich, seine mechanische Leistungsfähigkeit zu wahren. Man kann sich leicht vorstellen, daß es kein geringer Druck ist, den die inneren Gewebe des sekundären Zuwachses auf die primären, äußeren ausüben, um sie zu dehnen und zu sprengen. G. Krabbe hat in bestimmten Fällen diesen Druck auf 10 Atmosphären berechnet. Der Turgordruck, der in Kambiumzellen herrscht, kann 25 Atmosphären betragen. Das sind Druckverhältnisse, die über die in unseren Dampfmaschinen herrschenden Spannungen wesentlich hinausgehen.

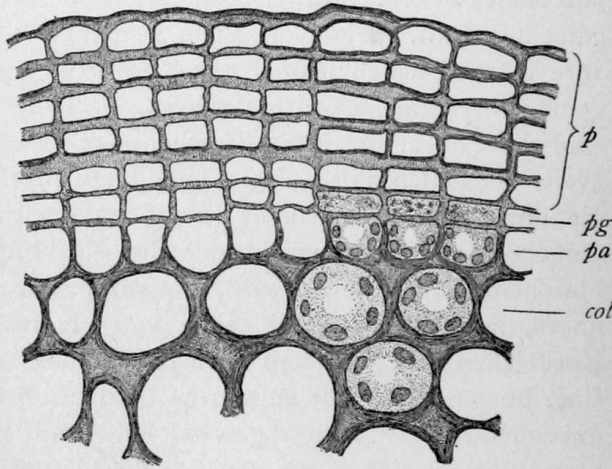


Fig. 73. Querschnitt der äußeren Teile eines einjährigen Zweiges von *Pirus communis* im Herbst. Beginn der Peridermbildung. *p* Kork, *pg* Phellogen, *pd* Phelloderm, *col* Kollenchym. Die Korkzellen führen gebräunten, abgestorbenen Inhalt; sie zeigen verdickte Außenwände. Vergr. 400.

Meist stellt sich an der Oberfläche der in Dickenwachstum eingetretenen Stammteile alsbald „Peridermbildung“ ein (Fig. 60 l, 73). Das macht sich schon äußerlich an ihrer Bräunung kenntlich. Die Peridermbildung wird durch die Anlage eines Korkkambiums oder „Phellogens“ eingeleitet (Fig. 60 *ph*, 73 *pg*, 74 *ph*). Die Oberhaut selbst kann der Ort dieser Bildung sein (Fig. 73). Meist wird die auf die Oberhaut folgende Rindenschicht dazu verwendet (Fig. 74). In anderen Fällen tritt das Korkkambium auch tiefer auf, sogar im Perizykel. Die Zellen, von denen die Peridermbildung ausgehen soll, teilen sich zweimal tangential, so daß sie in eine innere, eine mittlere und eine äußere Zelle zerlegt werden. Die mittlere Zelle funktioniert dann weiter als Korkkambiumzelle. Ihre Teilungsprodukte verhalten sich wie die anderer Kambien, sie folgen in radialen Reihen aufeinander. Im wesentlichen kommen die nach außen ab-

gegebenen Zellen in Betracht, denn das sind Korkzellen; doch liefern die Korkkambien in vielen Fällen auch Zellen nach innen, und diese sind chlorophyllhaltig und verstärken die Rinde (Fig. 73*pd*). Das Gewebe, das sie darstellen, wird als „Korkrinde“ oder „Phelloderma“ bezeichnet. Es leuchtet ein, daß nicht umgekehrt das Korkkambium Kork nach innen und Korkrinde nach außen bilden kann, da Korklamellen allen Stoffverkehr unterbrechen, alles Gewebe somit, das nach außen von einer Korklamelle liegt, von der Nahrungszufuhr abgeschnitten ist und absterben muß. Auch in den fertigen Korkzellen selbst hört bald das Leben auf, und sie füllen sich meist mit Luft. Die mehr oder weniger starke Braunfärbung verdankt der Kork vornehmlich dem abgestorbenen Inhalt seiner Zellen. Stärker verdickte Korkzellen sind von solchem Inhalt meist ganz angefüllt. Die Korkzellen zeigen im allgemeinen tafelförmige Gestalt. Ihre Wände bleiben je nach den Korkarten dünn oder werden mehr oder weniger stark, vielfach einseitig verdickt. Im Kork der Korkeiche (*Quercus suber* L.) sind die Zonen, die jeder Flaschenkork uns zeigt, veranlaßt durch geringere Weite der Zellen, mit welchen jede Jahresproduktion abschließt. Das sind hier die innersten Zellagen, nicht die äußersten wie im Holzkörper, entsprechend der umgekehrten Richtung, in der die Korkbildung fortschreitet. Wie unser Flaschenkork gewonnen wird, das kann man in ausgedehntem Maßstab schon im Maurengelände in der Nähe von Hyères sehen. Vereinzelt geschälten Korkeichen begegnet man auch bei Cannes. Der erste Kork, den der Stamm einer jungen Korkeiche an seiner Oberfläche erzeugt, ist rissig, spröde und daher unbrauchbar. Er wird abgeschält und wandert in die Gärtnereien. Tiefer im Stamm bildet sich nun ein neues Korkkambium, das den brauchbaren Kork liefert. Diesen schält man durchschnittlich alle acht Jahre, worauf immer wieder neue Korkkambien weiter nach innen sich bilden. So fährt man fort, bis der Baum etwa das 150. Jahr erreicht hat, wo dann die Qualität des Produktes bedeutend gesunken ist. Man schält nie den ganzen Baum auf einmal, vielmehr stets nur Stücke des Hauptstammes und der Äste. Das gibt einem geschälten Baum das fremdartige Aussehen, das jedem auffällt. Im besonderen ist dies der Fall, wenn eine Schälung erst kürzlich erfolgte, und die bloßgelegten Teile rotbraun, im Sonnenschein fast blutrot erscheinen.

**Borke.** Holzgewächse, an denen das erste Korkkambium in dauernder Tätigkeit bleibt, sind verhältnismäßig selten. Zu ihnen gehört die Rotbuche. Zudem legt sie ihr Korkkambium in der ersten Zellschicht unter der Oberhaut an, so daß nur diese von der Wasser- und Nahrungszufuhr abgeschnitten wird und absterben braucht. Aus dem Korkkambium geht eine sehr feste und höchst dehnbare Korkhaut hervor, deren Zellen flach und mit braunem Inhalt erfüllt sind. Diese Haut wird, während der Stamm an Dicke zunimmt, an ihrer Außenseite unmerklich gesprengt und verwittert dort, unter Entfärbung ihres Zellinhalts. Von innen aus ersetzt das Korkkambium dauernd diesen Verlust. Die Oberfläche des Stammes bleibt dabei glatt. Für gewöhnlich stellt ein erstes Korkkambium, das mehr oder weniger peripherisch am Stamm angelegt wurde, seine Tätigkeit ein, und es tritt ein neues, tiefer im Stamm sich bildendes, an



seine Stelle. Dieses funktioniert eine Zeitlang und überläßt die weitere Arbeit wiederum einem neuen. Das geht so weiter fort. Und immer tiefere Zellagen, zunächst noch innerhalb der primären Gewebe, dann in den Parenchymen der sekundären Rinde, gehen in die entsprechenden Teilungsvorgänge ein. Alles Gewebe, das nach außen abgeschnitten wird, stirbt ab und bildet mitsamt der Peridermlagen, von denen es durchsetzt ist, das, was man in der Bezeichnung „Borke“ zusammenfaßt. Von Nährstoffen sind die Gewebe der Borken entleert und führen nur Nebenprodukte des Stoffwechsels, die aber als solche vielfach wirksame Schutzmittel gegen Tierfraß darstellen. Die Oberfläche älterer Stämme kann je nach der Pflanzenart ein recht verschiedenes Aussehen darbieten, entsprechend der Art und Weise, wie die Peridermbildung sich vollzieht. Umfassen die Peridermlagen nur begrenzte Teile der Stammoberflächen, so schneiden sie schuppenförmige Gewebestücke aus ihr heraus. Dabei setzen die neuerzeugten Peridermlagen mit ihren Rändern an die älteren an. In solcher Weise erzeugte Borke wird in Schuppenform abgeworfen und daher „Schuppenborke“ genannt. So an den oberen Stammteilen der Kiefern und auffälliger noch an nicht zu alten Platanen, weil an diesen die sich ablösenden Borkenschuppen zunächst grüngelbliche Flecke an dem grauen Stamm hinterlassen, der wie ein Pantherfell gezeichnet erscheint. Am Weinstock wie am Kirschbaum gibt es „Ringelborke“, weil die Peridermlagen in geschlossenen Zylindern am Stamme entstehen. Schwer sich abtrennende Borke, die am Stamm verharzt, wird während seiner Dickenzunahme nur rissig. Das ist das häufigste Bild, das sich uns bei Betrachtung alter Stämme darbietet. So zeigen sich auch die unteren Stammteile der Kiefern, so auch die Oberfläche alter Platanen. Bei solchen Stämmen, welche ihre Borke abwerfen, geschieht das nicht in rein mechanischer Weise, sondern durch Vermittlung besonderer, zu diesem Zwecke vorgebildeter Trennungsschichten. Es sind das unverkorkte Lamellen, die den Kork durchsetzen. Sie können dünnwandig sein und werden in solchem Falle infolge hygroscopischer Spannungen der Borke durchrissen, oder sie zeigen sich dickwandig und verholzt und widerstehen dem Zuge, während die Trennung sich in angrenzenden, dünnwandigen Korklagen vollzieht. Die braunrote Färbung, die bei Borken so verbreitet ist, rührt von ähnlichen Gerbstoffderivaten her, wie es jene sind, welche die Kernhölzer imprägnieren. Die antiseptischen Eigenschaften dieser Körper erhöhen in nicht geringem Maße die Widerstandsfähigkeit der so stark exponierten Gewebe.

Abwerfen von  
Borke.

Färbung der  
Borke.

An Wurzeln, die mit Dickenwachstum ausgestattet sind, geht die Peridermbildung nicht von dem äußeren Gewebe der Rinde aus, vielmehr von der Oberfläche des Zentralzylinders, vom Perizykel, den wir bereits als bevorzugten Ort von Neubildung bei der Anlage von Seitenwurzeln kennen gelernt haben. Die ganze primäre Rinde ist damit sofort dem Tode geweiht. Spätere Korkkambien, wo solche folgen, stellen sich dann wie im Stamme in den Parenchymen des sekundären Zuwachses ein.

Peridermbildung  
an Wurzeln.

Die Phanerogamen beschränken sich nicht darauf, ihren Stämmen und in die Dicke wachsenden Wurzeln Korkschutz zu gewähren, sie überdecken mit diesem so widerstandsfähigen Gewebe auch die Schuppen ihrer Winter-

Korkschutz  
anderer Pflanzen-  
teile.

knospen, außerdem unterirdische Reservestoffbehälter, wie die Kartoffelknollen und so manche Früchte, beispielsweise die Äpfel. An derartigen Pflanzenteilen stellt, wenn ihr Wachstum vollendet ist, das Korkkambium seine Tätigkeit ein, wobei seine Zellen selber zu Kork werden.

Die Peridermlagen schließen den Pflanzenteil, den sie decken, gegen die Atmosphäre ab. Für die Durchlüftung des Pflanzeninnern muß aber in entsprechender Weise gesorgt werden. Das geschieht nun bei einer Anzahl von Holzgewächsen, z. B. den Weinreben (*Vitis*) und Waldreben (*Clematis*), dem Geißblatt (*Lonicera*) und Pfeifenstrauch (*Philadelphus*) u. a. auf einfachem Wege dadurch, daß sich die luftführenden Interzellularen der an die Peridermlagen stoßenden Markstrahlen durch diese hindurch bis zur Oberfläche des Stammes fortsetzen. Doch das ist nicht das gewohnte Verhalten. Vielmehr werden bei den meisten Holzgewächsen, im besonderen den Dikotylen, zu Beginn der Peridermbildung sog. „Rindenporen“ oder „Lentizellen“ (Fig. 74) erzeugt. Entsteht das erste Periderm in sehr peripherischer Lage, so treten die Rindenporen unter den Spaltöffnungen der Oberhaut auf. Das die Atemhöhle umgebende Parenchym beginnt sich zu teilen und erzeugt ein Kambium, das als „Verjüngungsschicht“ (*pl*) bezeichnet wird. Von ihm gehen Zellen nach außen ab, die man „Füllzellen“ (*l*) nennt, während nach innen zu etwas Korkrinde (*pd*) entsteht. Die Füllzellen einer solchen Rindenpore runden sich gegeneinander ab und bilden Interzellularen. Sie durchbrechen alsbald die Epidermis und heben sie lippenförmig empor. Ist ein zeitweiliger Verschuß bei Rindenporen erwünscht, so wird ein Zwischenstreifen festverbundener Zellen durch die Verjüngungsschicht erzeugt und sobald nötig wieder gesprengt. Die Verjüngungsschichten und das angrenzende Korkkambium verbinden sich alsbald zu einem zusammenhängenden Ganzen. Um Rindenporen in größerer Tiefe der Stämme anzulegen, werden einzelne Stellen der Korkkambien als Verjüngungsschichten verwertet.

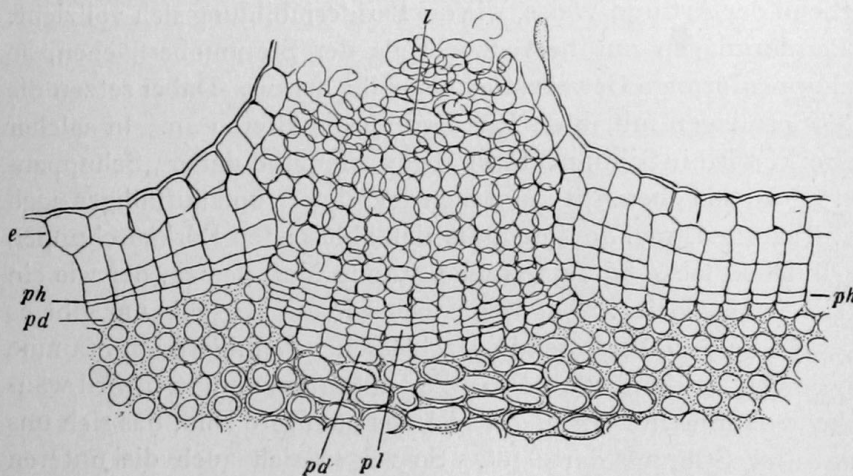


Fig. 74. Querschnitt durch eine Lentizelle von *Sambucus nigra*. *e* Epidermis, *ph* Phellogen des Periderms, *pd* Phelloderm, *pl* Verjüngungsschicht der Lentizelle, *l* Füllzellen. Vergr. 90.

Allen farnartigen Gewächsen geht noch echte Korkbildung ab; sie ist ein Vorrecht der Phanerogamen. Baumfarne, die einen ausdauernden Stamm bilden, imprägnieren die Zellwände seiner peripherischen Gewebe mit einem braunen Stoff, durch den sie äußerst widerstandsfähig werden.

Auch der Schutz, dessen die durch Verwundung freigelegten Stellen am Wundverschluß. Körper eines farnartigen Gewächses bedürfen, wird ihnen durch Imprägnierung mit einem antiseptischen Stoff erteilt. Im einfachsten Falle schließen phanerogame Landpflanzen gleichfalls eine kleine Wunde dadurch ab, daß sie das angrenzende Gewebe mit einem Schutzstoff durchtränken, unter Umständen dessen Wirkung noch durch Ausscheidung von Suberinlamellen in den einzelnen Zellen verstärken. Im übrigen ist Kork das Vernarbungsgewebe der Phanerogamen, ein Kork, der als „Wundkork“ bezeichnet wird. Unter jeder größeren Wunde bildet sich ein Korkkambium, das in gewohnter Weise in Tätigkeit tritt. Bei Holzgewächsen geht diesem Vorgang für gewöhnlich die Bildung eines „Kallus“ voraus. Es ist das eine Gewebewucherung, an der alle an die Wunde grenzenden, lebendigen Zellen sich beteiligen. Verkorken die Zellen dieses Kallus, so genügt auch wohl, ohne weitere Korkbildung, der durch diesen gewährte Schutz. Wunden am Stamm gymnospermer und dikotylar Holzgewächse, die bis in den Überwallung. Holzkörper hineinreichen, werden „überwallt“. Es wächst in solchen Fällen das Kambium des Stammes an den Wundrändern wulstig hervor. Der Wulst grenzt sich durch Kork nach außen ab, während in seinem Innern sich im Anschluß an das Stammkambium eine Kambiumschicht sondert, die wie ersteres nach innen Holz, nach außen Bast bildet. Die Überwallungswülste vergrößern sich infolge dieses Wachstums; sie werden über die Wundfläche hinweggeschoben und decken sie allmählich. War die Wunde nicht allzugroß, so gelingt es den Überwallungswülsten, sich schließlich mit ihren Rändern zu erreichen. Diese verwachsen, und damit ist die Wunde äußerlich verheilt und kann mit der Zeit ganz unkenntlich werden. Eine Verwachsung des neu erzeugten Holzes mit jenem, das die Verwundung bloßgelegt hatte, ist aber nicht möglich. Das alte Holz liegt gebräunt und abgestorben unter dem neuen. Daher kann es geschehen, daß beim Spalten eines gefällten Baumes, in den einst tiefe Zeichen eingeschnitten wurden, diese plötzlich zum Vorschein kommen. So besitzen wir in unserer Sammlung ein Stammstück der Rotbuche, das in 15 cm Entfernung von dem völlig normal erscheinenden äußeren Periderm, auf einer beim Kleinmachen des Holzes zufällig bloßgelegten, tangentialen Spaltungsfläche ein großes, dunkelbraunes Kreuz zeigt. Durch Überwallung vom Kambiumring aus werden auch Aststumpfe mehr oder weniger vollständig abgeschlossen, ein Vorgang, der wohl jedem gelegentlich auffallen mußte. Das über den Wunden erzeugte Holz ist in seinem Bau vom normalen zunächst verschieden und wird daher als „Wundholz“ unterschieden. Seine Zellen sind fast isodiametrisch und nehmen erst allmählich gestreckte Formen an.

Die Wunden, die der Blattfall an unseren laubwerfenden Gewächsen im Blattfall. Herbst verursacht, werden auch mit Kork abgeschlossen. Der Blattfall selbst geht von parenchymatischen Trennungsschichten aus, die am Grunde des Blattstiels angelegt wurden, und in welchen die Mittellamellen der Zellwände verschleimen. Innerhalb der Zone, die für Anlage einer Trennungsschicht vorbestimmt ist, sind alle prosenchymatischen Gewebe von Anfang an sehr reduziert und mit Ausnahme der trachealen Formelemente unverholzt. Vor dem



Blattfall runden sich die Zellen der Trennungsschicht gegeneinander ab, ja, sie stoßen sich unter Umständen ab, indem sie sich schlauchförmig strecken. Die trachealen Formelemente werden dabei durchrissen. Der Schutz der Blattnarben wird im ersten Augenblick durch Verholzung und Verkorkung der freigelegten Zellwände erreicht, worauf die Ausbildung der Korkschicht folgt. Die freien Enden der Wasserbahnen in den durchrissenen Gefäßbündeln stopft die Pflanze mit Schutzgummi und mit Thyllen zu, die Enden der Siebröhren werden zusammengedrückt, worauf sie verholzen.

Regeneration.

Die Leichtigkeit, mit der es pflanzlichen Geweben, die noch lebendigen Inhalt führen und nicht für ganz extreme Leistungen umgestaltet wurden, gelingt, in den embryonalen Zustand zurückzukehren, bedingt es, daß eine direkte Ergänzung verloren gegangener Organteile, im Gegensatz zum Tierreich, nur ganz selten vorkommt. Aus einem Blattstiel, der seine Spreite einbüßt, wächst nicht eine neue Spreite hervor, die Blattspreite, die eine ihrer Hälften verlor, wird diese nicht ergänzen. Wohl aber wird eine Pflanze, die durch Raupenfraß ihrer Blätter beraubt wurde, sofort neue Blätter aus den vorhandenen Vegetationspunkten bilden, und wo diese nicht genügen, aus Dauerewebe neue Vegetationspunkte und aus ihnen die nötigen Sprosse erzeugen. Die Wechselwirkung der Teile, die auch im pflanzlichen Körper durch die Plasmodesmen gewährleistet ist, wird es bedingen, daß es stets die notwendig gewordenen Teile sind, die dann entstehen. Da diese Art der Regeneration durch Bildung neuer Vegetationskegel vermittelt wird, läßt sie sich als „indirekte“ bezeichnen. Diese Fähigkeit zu indirekter Ergänzung ist es, welche es gestattet, Pflanzen aus Stecklingen, ja selbst einzelnen Gewebestücken zu erziehen. Diese Fähigkeit reicht so weit, daß man beispielsweise aus einzelnen Stücken eines Begonienblattes auf feuchtem Boden neue Pflanzen hervorwachsen sieht. Jede Oberhautzelle des Blattstücks ist befähigt, in Teilung einzutreten und embryonales Gewebe zu erzeugen, das Vegetationspunkten des Sprosses und der Wurzel den Ursprung gibt.

Phylogenie  
der Gewebe-  
sonderung.

Schlauchalgen.

Gewebe-  
sonderung bei  
Meeresalgen.

Die Höhe, welche die Thallophyten in ihrer histologischen Sonderung erreichen, bleibt weit hinter der Vollkommenheit zurück, bis zu der sie in ihrer äußeren Gliederung emporsteigen. Diese beiden Gestaltungsvorgänge sind unabhängig voneinander in der phylogenetischen Entwicklung fortgeschritten. Das trat uns recht auffällig bei den Schlauchalgen (*Siphoneen*) entgegen, als wir uns mit ihrem Bau beschäftigten. Hat es doch die Gattung *Caulerpa* unter ihnen zu einer ähnlichen Gliederung gebracht, wie sie den kormophyten Pflanzen zukommt, während sie gleichzeitig einzellig blieb. Für weitgehende innere Sonderungen fehlten bei solchen untergetaucht lebenden Pflanzen die nötigen Bedingungen. Immerhin mußte auch bei ihnen, wenn sie vielzellig wurden und der Umfang ihres Körpers zunahm, sich eine gewisse Arbeitsteilung unter den Geweben einstellen. Sie äußert sich zunächst in der Weise, daß den oberflächlichen Zellschichten besonders die Aufgaben des äußeren Abschlusses, der Entnahme gelöster Nährsalze aus dem umgebenden Wasser und der Kohlen-

stoffassimilation im Licht zufielen, die inneren Gewebe das Geschäft der Leitung und Speicherung der Assimilate übernahmen. Demgemäß weisen die äußeren Zellschichten mehr oder weniger isodiametrische Zellen auf und führen Chromatophoren, die inneren entbehren dieser und sind in der Längsrichtung gestreckt. Zur Ausbildung einer typischen Epidermis fehlt bei solchen Pflanzen noch die Veranlassung, da sie im Wasser eines Schutzes gegen Austrocknung nicht bedürfen. Soweit aber Meeresalgen bei der Ebbe an die Luft gelangen, wie wir das an Nord- und Ostsee oft beim braunen Blasentang (*Fucus*) sehen, sorgen Schleimüberzüge dafür, daß die Verdunstung an der Oberfläche nicht zu groß sei. Für die mechanische Festigung des Thallus der in der Brandung wachsenden Arten, die dem Anprall der Wellen zu widerstehen haben, mußte durch besondere Verdickung der Wände in den äußeren Zellagen gesorgt werden. Um die Festigkeit dieser Wände noch zu steigern, inkrustierte sie die Alge zudem oftmals mit kohlensaurem Kalk. Der schon erwähnte Blasentang hat es sogar zur Ausbildung besonderer mechanischer, durch die Dicke, große Dehnbarkeit und Elastizität ihrer Wände ausgezeichneter Zellen gebracht. Den verhältnismäßig höchsten Grad innerer Sonderung erlangten die ebenfalls zu den Braunalgen zählenden Laminarien. Einige antarktische Vertreter dieser Gruppe weisen riesenhafte Dimensionen auf. Die *Macrocystis pyrifera* pflegt in Tiefen von 15 bis 25 m zu gedeihen. Aus dickerer Basis wächst ihre stammartige Achse in Taustärke fort, nacheinander große, blattartige Thalluslappen erzeugend, die mit Hilfe von Schwimmblasen sich an der Wasseroberfläche halten. So kann diese Alge eine Länge bis zu 200 m erreichen. Die Laubmassen, die gesellig wachsende Pflanzen dieser Art darstellen, sind so bedeutend, daß sie, mit den Fluten auf und ab sich senkend, förmlich wie Wellenbrecher wirken. Manche Arten der Gattung *Lessonia* nehmen gar Baumhabitus in den Tiefen des Meeres an und scheinen dort unterseeische Wälder zu bilden. Ihr „Stamm“ erreicht Schenkeldicke und wächst 3 bis 4 m empor; dort trägt er blattartige Thalluslappen, die vielfach gespalten gleich gefiederten Palmenblättern zierlich überhängen. So ist es denn nicht erstaunlich, daß in den Wasserstraßen des Feuerlandes die *Macrocystis*- und *Lessonia*-Arten immer wieder die Bewunderung der Reisenden erweckt haben. Man begreift es wohl, daß bei diesen Riesen des Meeres auch weitergehendere Gewebesonderungen im Thallus notwendig wurden, die freilich noch immer recht unvollkommen erscheinen müssen, wenn man sie mit jenen der höher organisierten Landpflanzen vergleicht. Das Gewebe ihrer stammartigen Achsen läßt eine „Rinde“ und einen „Zentralkörper“ unterscheiden. Die erstere besteht aus fast isodiametrischen Zellen, der Zentralkörper baut sich aus langgestreckten Zellen auf. Der mittlere Teil des Zentralkörpers ist locker und wird noch besonders als Mark unterschieden. Die Rinde führt zahlreiche Chromatophoren, zudem vermehrt sie ihre äußerste Zellage dauernd durch tangential und radiale Teilungen. Die innersten Lagen der Rinde gehen allmählich in den Zentralkörper über, dessen Mark durch Verschleimung der Zellwände locker wird. In dem gelockerten Gewebe wachsen schlauchartige Zweige aus den vorhandenen Zellen hervor und durch-

setzen den Schleim. Den Querwänden aller Markzellen kommt die Eigentümlichkeit zu, daß sie siebplattenartig durchbrochen sind. Sie stehen wohl im Dienst der Stoffleitung. Im besonderen muß das der Fall sein für die in der Peripherie des Markes angebrachten, durch ihre größere Weite auffallenden Zellen, die in geraden Zügen abwärts laufen, und die nach ihrem Bau direkt mit den Siebröhren der kormophyten Pflanzen verglichen worden sind. Eine anhaltende Vermehrung der äußersten Rindenschicht durch tangential und auch radiale Teilungen führt schließlich zur Bildung jener dicken Thallusachsen, die wir eben besprochen haben. Da diese Teilungstätigkeit Periodizität zeigt, zudem einige Verschiedenheit in der Weite der zu verschiedenen Zeiten erzeugten Zellen besteht, so führt das zur Markierung der Zuwachszonen, die sich mit den Jahresringen phanerogamer Holzgewächse vergleichen lassen. Bei bestimmten Laminarien hört in älteren Achsen die Teilungstätigkeit der äußersten Rindenschicht auf, und eine mehr nach innen zu gelegene übernimmt ihre Aufgabe. Um das Bild zu vervollständigen, sei schließlich noch hinzugefügt, daß den Laminarien auch Schleimgänge zukommen, die als anastomosierende Kanäle die inneren Rindenteile durchsetzen. Sie entstehen in der äußersten Teilungszone, später wird diese weiter nach innen verlegt, so daß sie an ihre Außenseite zu liegen kommen und nicht mehr tiefer in das Achsengewebe einrücken.

Gewebe-  
sonderung bei  
Pilzen.

Die Pilze waren bei ihrer saprophytischen, bzw. parasitischen Lebensweise nicht dazu angetan, weitgehende Sonderungen in ihren Geweben zu erfahren. Die Hauptaufgabe des vegetativen Körpers blieb ja auch bei den höchstentwickelten Pilzformen die Nahrungsaufnahme. Nur das Auftreten vegetativer Dauerzustände machte die Ausbildung besonderer, dem Schutz und der Festigkeit dienender Strukturen bei ihnen notwendig. Derartige und andere Ansprüche machten sich in erhöhtem Maße bei den großen Fruchtkörpern geltend, die einzelne Abteilungen der Pilze erlangten, im besonderen dann, wenn solche Fruchtkörper länger funktionieren sollten. Auch die massigsten Produkte des Pilzkörpers sind aber auf die Verflechtung ihrer schlauchartigen Zellen, d. h. „Hyphen“ zurückzuführen, und alle Sonderung kann somit nur eine mehr oder weniger starke Verdickung der Wände dieser Hyphen, ihre engere oder lockerere Verbindung, in bestimmten Fällen auch Verschiedenheit im Zellinhalt bedeuten. Die seitliche Vereinigung der Hyphen wird unter Umständen so innig, daß sie, wie wir früher schon erfuhren, auf Querschnitten den Eindruck eines parenchymatischen Gewebes hervorruft. Bei einigermaßen stärkerer Verdickung der Zellwände in solchen „Pseudoparenchymen“ kommt es im Extrem sogar zur Ausbildung von Tüpfeln, die von benachbarten Hyphen ausgehend aufeinander treffen. In Fruchtkörpern verschiedener Feuerschwämme, denen recht lange Lebensdauer zukommt, und die in sehr exponierter Lage an Baumstämmen den Einwirkungen der Atmosphärien zu trotzen haben, werden die peripherischen Hyphen fast bis zum Schwinden ihres Lumens verdickt. Zugleich stellen sie dicht gedrängt ihre Enden senkrecht zur Oberfläche des Fruchtkörpers ein, so daß sie an ihm ein palisadenförmiges Hautgewebe zu bilden scheinen. So sorgen

Bei Flechten. auch am Körper der Flechten, deren Thallus ebenfalls nur das Produkt einer



Hyphenverflechtung darstellt, die Hyphen durch sehr dichte Verfilzung und überaus starke Verdickung für die Bildung schützender Rinden. Im Fruchtkörper zahlreicher Hut- und Bauchpilze führen bestimmte, besonders lange und stark angeschwollene Hyphen einen stark lichtbrechenden, homogenen oder trüben, in manchen Fällen gefärbten Inhalt und dienen augenscheinlich Leitungszwecken.

Bei Moospflanzen (*Bryophyten*) schreitet die Gewebesonderung wesentlich weiter als bei den Algen fort, was mit ihrem Landleben zusammenhängt. Die äußere Gliederung des Körpers hingegen steht dem, was die Meeresalgen bei höchster Ausgestaltung erreichen, entschieden nach. Die *Bryophyten* zeigen auch von neuem, daß innere Gewebesonderung und äußere Gliederung durchaus nicht übereinstimmend fortzuschreiten brauchen, denn gerade gewisse laubartige Lebermoose, so die bei uns sehr verbreitete *Marchantia*, brachten es in der Differenzierung ihrer Gewebe weiter, als andere, die eine sproßähnliche Ausbildung erlangten, so die artenreiche Gattung *Jungermannia*.

Bei den *Bryophyten* ist es noch die ursprüngliche haploide, geschlechtliche Generation, welche die Oberherrschaft behielt und das vorstellt,

was wir „Moos“ nennen. Für sie gelten die angeführten Gewebesonderungen. Die Gattung *Marchantia* hat es dabei zur Abgrenzung einer äußeren Gewebeschicht an der Oberseite ihres Thallus gebracht, die sehr wohl den Namen Oberhaut verdient. Diese Oberhaut ist von Öffnungen durchsetzt (Fig. 75), die als „Atemöffnungen“ bezeichnet werden, aber ganz anderen Ursprungs sind, wie die Spaltöffnungen der Kormophyten. Ihren Anfang nehmen sie von einem kleinen Interzellularraum, der sich in der Mitte zwischen acht zum Würfel angeordneten Zellen bildet, die aus der Teilung einer peripherischen Thalluszelle hervorgingen. Dieser Interzellularraum erweitert sich zur „Luftkammer“. Die vier über ihm befindlichen Zellen werden durch Teilung in mehrere Stockwerke zerlegt, dann weichen sie in der Mittellinie auseinander, um die nach außen mündende Atemöffnung zu bilden. Sie stellen zusammen ein tonnenförmiges Gebilde um diese Atemöffnung dar (Fig. 75 B). In die große Luftkammer, die unter der Atemöffnung liegt, wachsen chlorophyllhaltige Zellfäden hinein und vollziehen dort fast die ganze Assimilationsarbeit. Darunter liegt im Thallus ein chlorophyllarmes Gewebe, das der Speicherung der Assimilate dient, zudem in der Mittellinie der gabelig sich verzweigenden Thalluslappen sich zu Leitungszweigen streckt und deutliche Mittelrippen bildet. Außerdem kommen den Marchantiaceen noch mit Schleim erfüllte Zellen

Bei  
Moospflanzen.

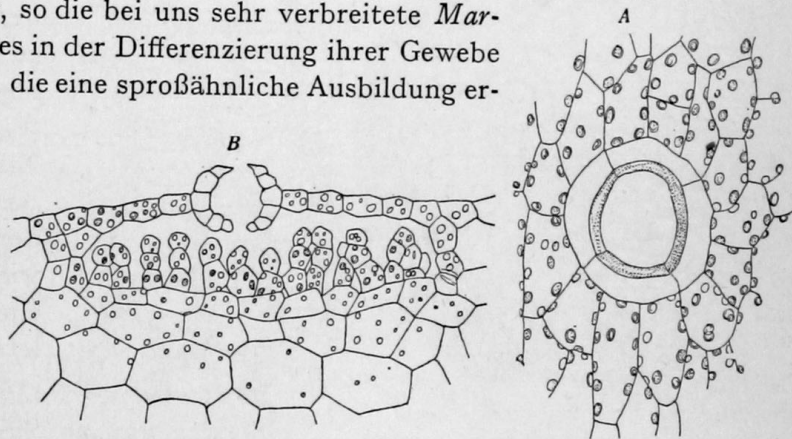


Fig. 75. Oberflächenansicht und Querschnitt des Thallus der *Marchantia polymorpha*. In A eine Atemöffnung von oben, in B im Querschnitt. Vergr. 240.

zu, die bei *Fegatella conica* Raddi zu Schleimgängen sich vereinigen, die als Streifen im Gewebe der Mittelrippen verlaufen. Bei den Torfmoosen (*Sphagnaceen*) ist im Dienste der Wasserversorgung ein eigenartiger Kapillarapparat zur Ausbildung gelangt (Fig. 76). Die Rinde ihrer Stämmchen (*C, w*) besteht aus drei bis vier Schichten inhaltsfreier Zellen, deren Quer- und Längswände mit runden Löchern versehen, zudem ring- und schraubenförmig verdickt sind, und die begierig Wasser aufsaugen. In den Blättern dieser Pflänzchen (*A*) bilden langgestreckte, chlorophyllhaltige Zellen (*a*) ein einschichtiges Netz, dessen Maschen von je einer inhaltsleeren, kapillar wirksamen Zelle (*w*) eingenommen werden, die ebensolche Löcher und dieselbe Wandverdickung wie die Rücken-

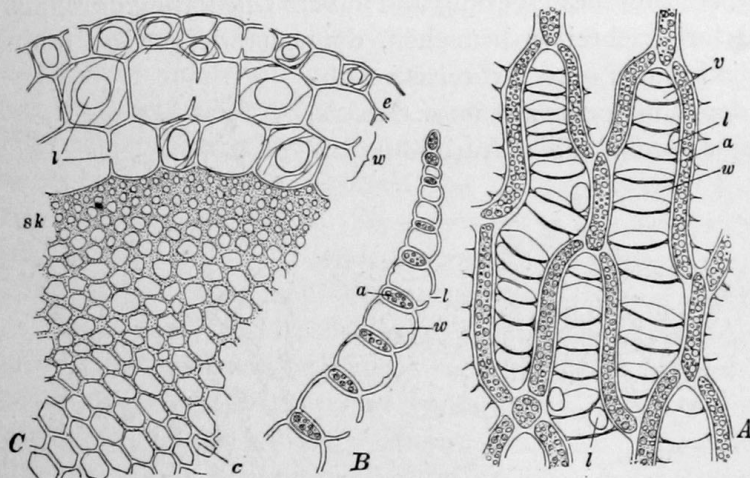


Fig. 76. *A* aus dem Blatt von *Sphagnum cymbifolium*. *a* chlorophyllhaltige Zellen, *w* wasserleitende Zellen mit Verdickungsleisten *v* und Löchern *l*, von der Fläche. Vergr. 300. *B* Querschnitt durch das Blatt von *Sphagnum fimbriatum*, dieselben Buchstaben wie in *A*. Vergr. 300. *C* Teil eines Querschnitts durch den Stengel von *Sphagnum cymbifolium*, *c* Mitte, *sk* sklerenchymatische Rindenzellen, *w* wasserleitende Zellen mit Löchern und Verdickungsleisten, *e* Epidermis. Vergr. 120.

zellen besitzt. Die Stämmchen mancher der höchststehenden, zu den Bryineen gehörenden, Laubmoose (Fig. 77) haben zur Erlangung eines Wasserleitungssystems den nämlichen Weg wie die Kormophyten eingeschlagen, welche letzteren dies aber erst im Gegensatz zu den Moosen, in der folgenden diploiden Generation taten. Sie weisen ein sehr einfach gebautes, zen-

trales „Leitbündel“ (*l*) auf, besitzen auch in der einschichtigen Blattspreite einen mehrschichtigen Mittelnerv, der ein Leitbündel enthält, in manchen Fällen auch mechanische Formelemente, die langgestreckt und zugespitzt sind und Sklerenchymfasern tatsächlich sehr gleichen. Die Leistungen der Wasserbahnen, deren Bildung bei den Laubmoosen also schon versucht wird, bleiben dort bei alledem sehr unvollkommen, wie das kaum anders bei Pflanzen, die noch keine Wurzeln besitzen und das Wasser mit ihrer ganzen Oberfläche aufnehmen, zu erwarten steht. Daher sieht man bei manchen Laubmoosen, so den *Mnium*-arten, die mit einfachen Leitbündeln in den Blättern ausgestattet sind, diese blind in der Rinde des Stämmchens enden, ohne dessen zentrales Leitbündel zu erreichen. Eine auffällige Erscheinung ist es, daß an dem Sporogon verschiedener Laubmoose, also an ihrer diploiden, ungeschlechtlichen Generation, deren Aufgabe ganz darin liegt, der Sporenbildung zu dienen, an der oft etwas anschwellenden Basis der grünen Sporenkapsel, dem „Kapselhals“, Spaltöffnungen von derselben Entwicklung und von dem nämlichen Bau auftreten, wie sie den Blättern der diploiden Generation der Kormophyten zukommen. Das ist eine auffällige

Analogie, die den manchen andern ähnlichen Erscheinungen hinzuzufügen ist, die uns schon begegnet sind.

Die Gewebesonderungen, die wir an der diploiden Generation der kormophyten Pflanzen im Laufe dieser Darstellung kennen gelernt haben, lassen sich, wie aus diesem phylogenetischen Überblick hervorgeht, nicht von analogen Entwicklungsanläufen bei den Thallophyten ableiten, sie stellen vielmehr eine besondere Entwicklungsreihe fortschreitender Ausgestaltung dar. Moos-ähnliche Gewächse mögen irgendwo bei den Algen ihren Ursprung gefunden haben, doch jedenfalls tief unten, so daß ihnen schwerlich die von höher organisierten Algen erreichten Gewebesonderungen schon als Erbteil zufließen. Sollten moosartige und farnartige Gewächse einer gemeinsamen Quelle entsprungen sein, wofür der übereinstimmende Bau ihrer Geschlechtsorgane zu sprechen scheint, so müßte diese Quelle bei uns unbekannten Wesen gelegen haben, von welchen aus die Weiterentwicklung in zwei völlig verschiedenen Bahnen sich vollzog, der einen, in welcher die haploide Generation begünstigt blieb, der anderen, in der sie gegen die mächtig aufstrebende, diploide Generation zurücktrat. Diese diploide Generation bestimmte schließlich den Charakter unserer ganzen Landvegetation.

Ursprung der  
Kormophyten.

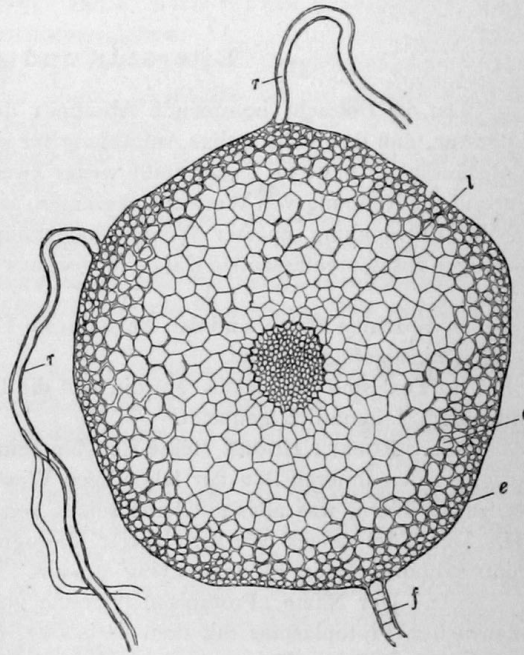


Fig. 77. Querschnitt durch das Stämmchen von *Mnium undulatum*. *l* Leitbündel, *c* Rinde, *e* die äußerste Zellschicht der letzteren, *f* Blattflügel, *r* der Befestigung im Boden dienende, haarförmige Rhizoïden. Vergr. 90.

Bonn, Botanisches Institut der Universität, im Mai 1912.



## Literatur und Anmerkungen.

Der in Betracht kommende Abschnitt der Botanik verfügt über eine so ausgedehnte Literatur, daß ihre vollständige Aufzählung für sich allein Bände füllen würde. Doch eine solche Vollständigkeit hätte an dieser Stelle weder Zweck noch Berechtigung. Vielmehr kann es hier nur auf die Nennung von Werken ankommen, an die sich ein besonderes historisches Interesse in der Entwicklung unserer Wissenschaft knüpft, und von Lehr- und Handbüchern, sowie sonstigen zusammenfassenden Darstellungen, aus welchen weitere Literaturangaben sich schöpfen lassen.

In einzelnen Fällen sind den Angaben im Text hier noch einige Ergänzungen oder Erläuterungen hinzugefügt worden.

Im Text sind die Stellen, auf die sich die Literaturangaben oder Anmerkungen beziehen, mit einem \* kenntlich gemacht.

S. 2. ROBERT HOOKE stellte sich bei seinen hierbezüglichen Untersuchungen nicht die Aufgabe, den inneren Bau der lebendigen Wesen zu erforschen, es kam ihm vielmehr darauf an, zu schildern, was alles mit Hilfe seines von ihm selbst hergestellten Mikroskops zu sehen sei. Der Titel seines Werkes lautet: *Micrographia, or some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses. With observations thereupon*, London 1667.

S. 2. Der Name „Protoplasma“ reicht auf das Jahr 1846 zurück. Den Vergleich des pflanzlichen Protoplasmas mit dem tierischen, das unter dem Namen Sarkode bekannt war, stellten zuerst FRANZ UNGER und FERDINAND COHN an. Einheitlich begründete diese Übereinstimmung dann vornehmlich MAX SCHULTZE 1863, in seinem Werke: *Das Protoplasma*.

S. 3. Das Kugeltierchen wurde durch den niederländischen Naturforscher ANTONIUS VON LEEUWENHOEK am 30. August 1698 entdeckt und zuerst von ihm in einem Briefe an JOHANNES SLOANE zu London am 1. Januar 1700 geschildert.

S. 4. Einen lehrreichen Einblick in die Stoffwechselvorgänge im organischen Reich gewinnt man aus dem Buch von A. NATHANSOHN: *Der Stoffwechsel der Pflanzen*, 1910.

S. 12. Vergleiche hierzu die Pflanzenphysiologie von W. PFEFFER, II. Aufl. 1897—1904, und die Vorlesungen über Pflanzenphysiologie von LUDWIG JOST, II. Aufl. 1908.

S. 13. In den Zellen der Grasknoten sind mit Hilfe der Plasmolyse osmotische Druckhöhen bis zu 40, in manchen Wüstenpflanzen, die sich das nötige Wasser nur mit größtem Kraftaufwande zu verschaffen vermögen, bis zu 100 Atmosphären nachgewiesen worden. — Bahnbrechend war auf diesem Gebiete die 1884 in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Bd. XIV, veröffentlichte Arbeit von HUGO DE VRIES: *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft*.

S. 15. Das Nähere wäre zu vergleichen bei M. WEBER in dem von M. NUSSBAUM, G. KARSTEN und ihm bearbeiteten Lehrbuch der Biologie für Hochschulen, 1911, S. 331.

S. 17. Vergleiche hierzu die Pflanzenphysiologie von W. PALLADIN, deutsche Übersetzung 1911, und EMIL ABDERHALDEN, *Synthese der Zellbausteine in Pflanze und Tier*, 1912.

S. 17. Der Nachweis von Zyanwasserstoff in zahlreichen Pflanzen auf Java und Versuche, die Bedeutung dieser Erscheinung aufzuklären, gehören zu den letzten Veröffentlichungen des inzwischen verstorbenen Direktors des botanischen Gartens zu Buitenzorg, MELCHIOR TREUB. Erschienen in den Bänden VI und VIII der *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 1907—1909.

S. 19. Die Kenntnis der Chondriosomen verdanken wir für das Tierreich besonders FR. MEVES, dann wurden sie von ihm auch an einzelnen Stellen im Pflanzenreich beobachtet. Neuerdings suchte G. LEWITSKY ihre allgemeine Verbreitung auch in embryonalen, pflanzlichen Zellen zu erweisen und leitete die Chromatophoren von ihnen ab. Ber. der Deutsch. Bot. Gesell. 1910, S. 538, und 1911, S. 685 u. 697. Das hatte zuvor in gewissem Sinne auch ANTONIO PENSA, Anat. Anz., 1910, S. 325, schon angenommen, und neuerdings wurde es durch A. GUILLIER-MOND, Comptes rendus, Bd. 153, 1911, und 154, 1912 weiter begründet.

S. 25. Es sind L. MARCHLEWSKI, M. TSWETT und R. WILLSTÄTTER, die sich die größten Verdienste um die Chemie des Chlorophylls erworben haben.

S. 26. WALTER LÖB, Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906, S. 541. Vergleiche auch JULIUS STOCKLASA und WENZEL ZDOBNICKY, Stzber. der Wiener Akademie, Bd. 119, Abt. II, 6, 1910, S. 1123 und Biochemische Zeitschrift Bd. 30, 1911, S. 433.

S. 28. Im besonderen wäre die Abhandlung von TH. N. ENGELMANN über Farbe und Assimilation in der Botanischen Zeitung von 1883, S. 1, hervorzuheben.

S. 32. Für den Uneingeweihten sei bemerkt, daß ein solcher Anhang hinter einem Pflanzennamen, wie er hier auf *Canna gigantea* folgt, den verkürzten Namen des Autors, der die Pflanze so benannte, angibt. Da es vorgekommen ist, daß verschiedene Pflanzen von verschiedenen Autoren denselben Namen erhielten, so ist die Hinzufügung des Autornamens notwendig.

S. 33. Nach Angaben von G. MALFITANO und A. N. MOSCHKOFF: Sur la purification de l'amidon, in den Berichten der Pariser Akademie, Bd. 151, 1910, S. 817.

S. 36. Es sei hier nochmals auf die anregenden Werke von A. NATHANSOHN, PALLADIN und ABDERHALDEN hingewiesen.

S. 42. Nach den letzten diesbezüglichen Veröffentlichungen von SERGIUS IWANOW, in den Beiheften zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXVIII, I. Abt. 1912, S. 159, den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I, 1912, S. 375, und den Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1911, S. 595.

S. 43. Die Literatur über Befruchtung ist enorm und kann hier nicht einmal gestreift werden. Eine Übersicht würde man finden bei EMIL GODLEWSKI jun., Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, 1909.

S. 44. Die Bezeichnung Fermente kann nur noch gleichbedeutend mit Enzyme verwendet werden, nachdem eine Unterscheidung von „geformten“ Fermenten und „ungeformten“ Enzymen nicht mehr zulässig ist. Daher habe ich auch stets nur das Wort Enzyme benutzt.

S. 45. Vergleiche J. ROSENTHAL, Die Enzyme und ihre Wirkung, im Biologischen Centralblatt von 1911, Bd. XXXI, S. 185 und 214.

S. 50. WIESNER und MOLISCH, Unters. über die Gasbewegung in der Pflanze, Stzber. d. Wiener Akad., Bd. XCVIII, I. Abt. 1889.

S. 52. Es kann hier nicht der Anteil vorgeführt werden, der den einzelnen Forschern auf pflanzlichem und tierischem Gebiete bei der Förderung der Kern- und Zellteilungsvorgänge zufällt. Eine Übersicht der betreffenden Literatur gibt mein Aufsatz: Die Ontogenie der Zelle seit 1875, in *Progressus rei botanicae*, Bd. I, 1907, S. 1.

S. 57. Für die Individualität der Chromosomen, ihre Verschiedenheit und die Verschiedenheit ihrer Abschnitte, ist besonders TH. BOVERI eingetreten und suchte sie durch Versuche zu stützen.

S. 61. Eine eingehende Zusammenstellung aller diesbezüglichen Arbeiten findet man bei VICTOR GRÉGOIRE in der Zeitschrift „La Cellule“, den Bänden XXII und XXVI, von 1905 und 1910.

S. 66. E. STRASBURGER, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884.

S. 66. OSCAR HERTWIG, Das Problem der Befruchtung und die Isotropie des Eies eine Theorie der Vererbung, 1884.

S. 67. Meine Ansichten über Ausbildung des Geschlechts und den Generationswechsel habe ich zuletzt entwickelt in dem Aufsatz über geschlechtbestimmende Ursachen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910, S. 430ff.

S. 71. GREGOR MENDEL, Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandl. des naturwiss. Vereins zu Brünn, Bd. IV, 1865. Wegen aller späteren Arbeiten auf diesem Gebiete verweise ich auf W. JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblchkeitslehre, 1909.

S. 72. HUGO DE VRIES, Die Mutationstheorie, Bd. I, 1901, S. 225. Bastarde von *Oenothera gigas*, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1908, S. 756.

S. 78. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, S. 246.

S. 86. Für Gewebe und alles an sie Anschließende sei ganz allgemein hingewiesen auf G. HABERLANDT, Pflanzenanatomie, IV. Aufl., 1909, und auf unser Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, XI. Aufl., 1911. Dort sind alle nötigen Literaturangaben aufzufinden.

S. 104. C. CORRENS, Über die Epidermis der Samen von *Cuphea viscosissima*, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1892, S. 143.

S. 105. G. HABERLANDT, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, 1905; Zur Physiologie der Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1909, S. 377; M. NORDHAUSEN, Über die Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite, Zeitschr. f. Bot., 2. Jahrgang, 1910, S. 465.

S. 106. Zuerst von W. PFEFFER beschrieben: Zur Kenntnis der Kontaktreize, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1885, S. 525.

S. 118. CHARLES DARWIN, Insectivorous Plants. Außerdem K. GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen, II, 1891, S. 181; C. A. FENNER, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren, Flora, Bd. 93, 1904, S. 336.

S. 123. G. HABERLANDT, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, II. Aufl., 1906.

S. 134. Über die Lichtlage der Laubblätter wären im besonderen die zahlreichen Arbeiten von J. V. WIESNER zu vergleichen. Eine übersichtliche Zusammenstellung der Ergebnisse enthalten die beiden zuletzt erschienenen Aufsätze: Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter in den Stzber. der Wiener Akad. math. naturwiss. Klasse, Bd. CXX, Abt. I, 1911, S. 119 und Über fixe und variable Lichtlage der Blätter, in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft von 1911, S. 304.